ARCHIV FÜR ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



DRITTER BAND

MIT 51 TEXTFIGUREN, 18 TABELLEN, KURVEN UND 35 TAFELN



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1909

Inhalt des dritten Bandes

Erstes und Zweites Heft

Ausgegeben am 10. August 1909

Drittes Heft

Ausgegeben am 5. Oktober 1909

Seite

Viertes Heft

Ausgegeben am 2. November 1909

Referate:

Spermien und Spermiohistogenese bei Cariden.

Von

Th. Spitschakoff.

Mit Tafel I und 13 Figuren im Text.

Einleitung.

Die Spermien der Dekapoden unterscheiden sich von denen andrer Tiere durch ihre höchst eigenartige Gestalt, ihre Unbeweglichkeit unter gewöhnlichen Bedingungen und ihren ungeheuren Formenreichtum, der bis zum heutigen Tage, den mehrfach unternommenen Versuchen zum Trotz, sämtlichen Bestrebungen der Forscher, einen einheitlichen Bauplan der Spermien festzustellen, schier unüberwindliche Schwierigkeiten in den Weg legt. Von dem berühmten Anatomen HENLE[1]) noch in den dreißiger Jahren des vergangenen Jahrhunderts entdeckt und von demselben als Bestandteil der Samenflüssigkeit des Flußkrebses beschrieben, hören sie bis heute nicht auf, das regste Interesse der Forscher in Anspruch zu nehmen, wovon eine reiche diesbezügliche Literatur deutlich genug Zeugnis ablegt. Bereits die ältesten Autoren suchten einen gemeinsamen Grundtypus aller Dekapodenspermien festzustellen. Das allgemeine Merkmal, welches das reife Dekapodenspermium von den Spermatozoen der meisten, den übrigen Tierklassen angehörenden Formen unterscheidet, nämlich das Vorhandensein von festen, unbeweglichen Fortsätzen, veranlaßte bereits KÖLLIKER[2]), dieselben als »Strahlen-

[1]) HENLE. Über die Gattung *Branchiobdella* und über die Deutung der inneren Geschlechtsteile bei den Anneliden und hermaphroditischen Schnecken. MÜLLERS Archiv 1835.

[2]) KÖLLIKER, ALB. Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Tiere, nebst einem Versuch über das Wesen und die Bedeutung der sogenannten Samentiere. Berlin 1841.

KÖLLIKER, ALB. Observations sur les Zoospermes des Crustacés et des Cirrhipèdes. Ann. de Sc. nat. 2e Série Zool. T. 19. 1843.

zellen« zu bezeichnen. Doch war KÖLLIKER, wenn er auch die von ihm beschriebenen »Strahlenzellen« als einen wesentlichen Bestandteil des Dekapodensamens anerkannte, doch nicht geneigt, dieselben als reife Samenkörperchen anzusehen, sondern betrachtete sie vielmehr als Entwicklungsstadien der letzteren. Diese Auffassung entsprach völlig den Ansichten seiner Zeit, kannte man doch nur die fadenförmigen »Zoospermien«, so daß die gleichzeitige Existenz von unbeweglichen Samenzellen von so abweichender Gestalt leicht als zu unglaubwürdige Ausnahme angesehen werden konnte. Eine solche Voraussetzung fand ihre Bestätigung auch in dem Umstande, daß bei den derzeit den *Macrura* zugerechneten *Mysidae* von SIEBOLD[1] schon früher das Vorhandensein von fadenförmigen Spermien nachgewiesen war.

Weiter glaubte KÖLLIKER im vas deferens von *Dromia Rumphii* gewisse fadenförmige Gebilde, die ihrem äußeren Aussehen nach lebhaft an Vertebratenspermatozoen erinnerten, zu erkennen, was seiner früher ausgesprochenen Auffassung der »Strahlenzellen« als Entwicklungsstadien der fadenförmigen Spermien einen gewissen Rückhalt zu geben schien.

So schien die Ansicht, der Entwicklungsgang der Dekapodenspermien fände erst im vas deferens des Männchens, wenn nicht gar im Körper des Weibchens seinen Abschluß, für die späteren Autoren, wie LEYDIG[2]), HALLEZ[3]) und P. MAYER[4]) alle Wahrscheinlichkeit für sich zu haben. So schwebte diese Frage lange Zeit im Gebiete der Voraussetzungen und eine ganze Reihe von Jahren mußte verstreichen, ehe die Arbeit GROBBENS[5]) derselben einen festen Grund und Boden schuf. GROBBEN stellte in erster Linie fest, daß die Strahlenzellen in der Tat reife Spermien darstellen und keinerlei Grund für die Annahme vorhanden sei, daß dieselben in den Organen des Weibchens eine fadenförmige Gestalt annähmen. Weiterhin war

1) SIEBOLD, C. Th. Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Tiere. MÜLLERS Archiv 1837.

2) LEYDIG, FR. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857. S. 535.

3) HALLEZ, P. Note sur le développement des spermatozoïdes des Décapodes brachyures. Compt. rend. T. 79. 1874.

4) MAYER, P. Zur Entwicklungsgeschichte der Dekapoden. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XI. 1877.

5) GROBBEN, K. Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden nebst vergleichenden Bemerkungen über die der übrigen Thoracostraken. Arb. aus dem Zool Inst. der Univ. Wien. Bd. I. 1878.

er bestrebt, soweit dies die damaligen Untersuchungsmethoden zuließen, durch Vergleichung einer großen Anzahl von ihm untersuchter Formen und durch das Studium ihrer Spermiohistogenese den genetischen Zusammenhang zwischen den für die verschiedenen Familien typischen Spermienformen zu finden und nicht nur ihren allgemeinen Bauplan festzustellen, sondern auch das Verhältnis des letzteren zu demjenigen der fadenförmigen »Zoospermien« aufzudecken.

Die späteren Untersuchungen von NUSSBAUM[1]), GILSON[2]), HERRMANN[3]), SABATIER[4]), BRANDES[5]), LABBÉ[6]) u. A. dienten teils zur weiteren Aufklärung, teils, wie die Arbeiten der drei letzteren Autoren, zur Verdunkelung der Frage. Die Anhäufung eines ungeheuren, einer allgemeinen leitenden Idee entbehrenden Tatsachenmaterials, die ständige Verwechslung von analogen, nur ein und derselben Funktion im Befruchtungsprozess angepaßten Gebilden mit homologen — dies sind die charakteristischen Züge der meisten Untersuchungen dieser Art. Es versteht sich von selbst, daß der Grund dafür in der größten Mehrzahl der Fälle erstens im Fehlen zu der Zeit solcher grundlegender Arbeiten über die Spermiohistogenese zu suchen ist, welche genügend Licht darauf hätten werfen können, welche wesentlichen Organe der Spermatide am Aufbau der Spermienteile teilnehmen, und so eine Homologisierung ermöglicht

1) NUSSBAUM, M. Über die Veränderung der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung; ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.

2) GILSON, G. Etude comparée de la spermatogénèse chez les Artropodes. La Cellule. T. I, II, IV. 1885, 1886, 1888.

3) HERRMANN, G. Notes sur la structure et le développement des spermatozoïdes chez les Décapodes. Bull. Scientifique de la France et de la Belgique. Vol. XXII. 1890.

4) SABATIER, ARM. De la spermatogénèse chez les Crustacés décapodes. a) Mém. Acad. de Sc. Montpellier. 2e Série. T. I. No. 1. 1893. b) Travaux de L'Inst. de Zool. de Montpellier et de la station maritime de Cette. Nouvelle série Mém. No. 3. 1893.

5) BRANDES, G. 1. Zur Begattung der Dekapoden. Biol. Centralbl. Bd. 17. 1897.

2. Die Spermatozoen der Dekapoden. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Bd. XV, XVI. 1897.

3. Die Einheitlichkeit im Bau der tierischen Spermatozoen. Verhandlg. der Deutsch. Zool. Gesellschaft 1897. Bd. 7. 5. Sitz.

6) LABBÉ, ALPH. 1. La maturation des spermatides et la constitution des spermatozoïdes chez les Crustacés Décapodes (Note préliminaire). Arch. de Zool. Expér. T. 2. (4e Sér.). 1904.

2. Sur la spermatogénèse des Crustacés Décapodes. C. R. Acad. Sc. Paris T. 137. p. 272—274.

hätten, und zweitens in der Unvollkommenheit der damaligen histologischen Untersuchungsmethoden. Erst kürzlich erschien die Arbeit Koltzoffs[1], in welcher die Frage von den Dekapodenspermien und deren gegenseitigen genetischen Wechselbeziehungen eine genügend umfassende Bearbeitung erfuhr. Doch lag es nicht in der Absicht des Autors, eine alle Details umfassende, erschöpfende, vergleichende Morphologie der Spermien der betreffenden Gruppe zu schaffen, und dadurch erklärt es sich, daß viele Tierformen, so der Flußkrebs und die Krevette, in seiner Arbeit so gut wie gar keine Erwähnung finden. Und doch haben viele die Spermien der *Caridae* betreffenden Fragen in bezug sowohl auf deren äußere Gestalt und innere Struktur als auch auf ihre Entwicklung zweifellos ein großes morphologisches Interesse und bleiben dieselben trotzdem bis heute ungelöst oder befindet sich doch deren Lösung noch sozusagen in einem sehr frühen Stadium. Der Hauptzweck meiner Untersuchung liegt eben darin, das Fehlende zu ergänzen. Beim Beginn meiner Arbeit traten mir in erster Linie folgende Fragen entgegen:

1. Die Feststellung der Homologie der einzelnen Spermienteile der *Caridae* mit den entsprechenden Teilen bei andern Dekapoden ebenso wie mit denen des »gewöhnlichen« Spermientypus;

2. die Erklärung des Baues und der Gestalt des Spermiums in Abhängigkeit von seinen mechanischen Strukturverhältnissen;

3. das Verständnis dieser Struktur als zweckmäßige Anpassung an die Funktion des Spermiums im Befruchtungsprozeß. — Die Antwort auf die erste Frage muß das vergleichende Studium des Spermiums und dessen Entwicklung aus der Spermatide ergeben, die der zweiten gründet sich hauptsächlich auf das Studium lebender Zellen, der Einwirkung verschiedenartiger osmotischer Einflüsse, ebenso wie verschiedener (chemischer) Reagentien. Die dritte Frage endlich ist nur ganz teilweise von mir berührt worden, da die im Vergleich zum Spermium riesenhafte Größe und Undurchsichtigkeit der Eier und das Vorhandensein großer Mengen von Nahrungsdotter in letzteren der direkten Beobachtung des Eindringens des Spermiums in das Ei fast unüberwindliche Schwierigkeiten in den Weg legt. Dies ist der Grund, weshalb ich mich hier nur auf mir mehr oder weniger wahrscheinlich erscheinende Vermutungen beschränke.

---

[1] Koltzoff, N. Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Dekapoden usw. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd LXVII. 1906.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn N. K. KOLTZOFF, der mir diese interessante Frage zu bearbeiten empfahl und mir stets in liebenswürdiger Weise mit Rat und Tat behilflich war, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Die vorliegende Arbeit wurde hauptsächlich während meines Aufenthaltes auf der Biologischen Station der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Sebastopol, zum Teil im Institut für vergleichende Anatomie der Universität Moskau ausgeführt. Ich benutze die Gelegenheit, dem Leiter und ersten Zoologen der genannten Station, Herrn S. ZERNOFF, für sein liebenswürdiges Entgegenkommen meinen besten Dank auszusprechen, und ebenso auch dem Direktor des Instituts für vergleichende Anatomie, Herrn Professor M. MENZBIER.

I. Übersicht der wichtigsten Literatur.

Die Spermien der Krevetten (*Crangon vulgaris* und *Palaemon squilla*) wurden zum ersten Male von SIEBOLD in dessen 1848 erschienenen »Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere« als »plattgedrücktes Bläschen, aus dessen Mitte eine kurze Spitze hervorragt«[1]), beschrieben. Diese Beschreibung wurde 9 Jahre später von LEYDIG in seinem Lehrbuch der Histologie (1857) wiederholt, und erst im Jahre 1874 gibt SANDERS[2]) eine detailiertere, wenn auch nur die äußere Form berücksichtigende Charakteristik. In der interessanten Arbeit GROBBENS über die Geschlechtsorgane der Dekapoden (1878)[3]) treffen wir bereits auf den ersten Versuch, eine Verallgemeinerung und wissenschaftliche Systematisierung des angehäuften Tatsachenmaterials in bezug sowohl auf die Samenzellen der Dekapoden überhaupt als auch die der *Caridae* im speziellen zu liefern. GROBBEN gebührt das Verdienst, als erster die spermiohistogenetische Methode zur Aufdeckung der Homologie der einzelnen Teile des Dekapodenspermiums angewandt zu haben. Doch konnte bei der Unvollkommenheit der histologischen Untersuchungsmethoden und der außerordentlichen Dürftigkeit der damaligen zytologischen Kenntnisse — war doch die Bedeutung so wichtiger Organe, wie z. B. der Centralkörper, der Idiozomen usw. noch in völliges Dunkel gehüllt — nur der Kern als einzige Grundlage eines jeden Homo-

---

1) S. 483 (Anmerkung 5).

2) SANDERS, ALFRED. Further Notes on the Zoosperms of Crustacea and other Invertebrata. The Monthly Mikroscopical Journal. 1874. N. LXIII.

3) GROBBEN, K. Loc. cit.

logisierungsversuches dienen. Trotzdem gelangte GROBBEN in bezug auf die Spermien der *Caridae* durch Vergleichung derselben mit der fadenförmigen Gestalt der Spermien der meisten andern Tiere zu dem im allgemeinen richtigen Satz, daß die einzige Spitze des Krevettenspermiums (vgl. Fig, 24 der Taf. I und Fig. 8*b* im Text) wohl nur als rudimentärer, gewissermaßen von den fadenförmigen Spermien der *Mysidae* ererbter Schwanz angesehen werden könne. Für die Samenkörperchen der übrigen Dekapoden gelang es GROBBEN, bei Vergleichung derselben mit den fadenförmigen, schon nicht mehr auch nur halbwegs auf fester Basis stehende Homologien festzustellen, bezeichnete doch dieser Autor als »Samenkopf« gerade den Schwanzteil (»Schwanzkapsel« KOLTZOFFS), während er die Gesamtheit der Fortsätze als dem Schwanze der Wirbeltierspermatozoen homolog auffaßte. Was nun den »Mittelzapfen«, d. h. den Teil des *Pagurus*- und *Galathea*-Sperminms, welcher nach den Befunden KOLTZOFFS dem Kern der Spermatide seinen Ursprung verdankt und folglich dem Kopfe homolog ist, und welchen P. MAYER[1]) früher als dem Schwanz (Geißelfaden) des Wirbeltierspermatozoon entsprechend auffaßte, anbelangt, so hielt ihn GROBBEN für den modifizierten Spermiumkörper, wenn dies auch bis zu einem gewissen Grade seiner eigenen Terminologie widerspricht, nach welcher er gerade den Teil des Spermiums als »Kopf« zu bezeichnen vorschlägt, der dem Kern der Spermatide oder der im Protoplasma auf Kosten der Kernsubstanz auftretenden Vacuole seine Entstehung verdankt. Eine Bestätigung seiner Ansicht, daß die Gesamtheit der Strahlen (Fortsätze) der Samenkörperchen der Dekapoda dem Schwanze (Flimmerhaar) der Vertebratenspermatozoen entspreche, sieht GROBBEN in dem Vorhandensein des einzigen Fortsatzes bei den Cariden, doch entspricht derselbe, wie die Entwicklungsgeschichte bezeugt, keineswegs dem »Mittelzapfen«[2]). Auf diese Weise würde dann der in der Einzahl vorhandene Fortsatz des Krevettenspermiums nach GROBBEN einerseits der Gesamtheit der Fortsätze andrer Dekapodenspermien und andrerseits dem Schwanze der fadenförmigen Spermatozoen der Wirbeltiere entsprechen.

Der jüngere Forscher GILSON[3]) wies darauf hin, daß der »Mittelzapfen« der Dekapodenspermien als ein aus dem Kerne der Spermatide seinen Ursprung nehmender Teil morphologisch, GROBBENS eigener

---

1) P. MAYER. Loc. cit. S. 203.
2) GROBBEN. Loc. cit.
3) GILSON. Etude comparée .... La cellule. T. 2. p. 161.

Terminologie zufolge, dem Kopfe entspräche. Gleichzeitig betrachtet er den Spermienfortsatz der *Caridae* als protoplasmatischen Auswuchs, der anfangs das Aussehen gewöhnlicher amöboider Pseudopodien zeigt und erst im Laufe der Zeit stark lichtbrechend und homogen wird und die für denselben im reifen Stadium charakteristische Festigkeit und Elastizität gewinnt. GILSON sieht denselben, in Übereinstimmung mit GROBBEN, ebenfalls als den Fortsätzen der übrigen Dekapoden homolog an (»Strahlen«, »prolongements radiés«), und er orientiert die Krevettenspermien, ebenso wie der ebengenannte Autor, auf seinen Abbildungen mit, wie bei den übrigen Dekapoden, abwärts (nach hinten) gerichteter Spitze. »La tigelle« (das nach KOLTZOFF dem distalen Centralkörper des Dekapodenspermiums entsprechende Gebilde), als dessen Homologon schon früher HERRMANN (1883)[1]) ganz richtig den Fortsatz bei den *Caridae* anerkannte, spricht GILSON den letzeren völlig ab[2]). In der späteren interessanten HERRMANNschen Arbeit[3]) jedoch, in welcher er dem Spermium von *Crangon* mehrere Zeilen widmet, scheint seine Überzeugung, daß der Fortsatz des letzteren dem Schwanzfaden der *Locustidae* entspricht, etwas ins Schwanken zu geraten. Von diesem Moment an gewinnen die Angaben über die Samenkörperchen der *Caridae* einen immer konfuseren und widerspruchsvolleren Charakter. SABATIER[4]) geht von der unrichtigen Beobachtung aus, daß der Fortsatz der Kernsubstanz seine Entstehung verdanke, und homologisiert denselben daraufhin mit dem »Mittelzapfen« GROBBENS (appendice nucleaire, »appendice médian de GROBBEN« = Mittelzapfen), d. h. er sieht ihn folglich als reduzierten und »dechromatisierten« (d. h. des Chromatins beraubten) Kern an, der am reifen Spermium eine Art Kopfkappe (une coiffe cephalique)[4]) darstellt. Die Schlußfolgerungen, zu denen SABATIER gelangt, beruhen, wie oben bereits erwähnt, teils auf falschen Beobachtungen, teils darauf, daß der Autor reife, nur unter der Einwirkung von Reagentien veränderte Spermien als Entwicklungsstadien der letzteren auffaßte. AUERBACH[5]) spricht den »Mittelzapfen« in Anbetracht seines Verhaltens den Farbstoffen gegenüber (derselbe enthält die

[1]) HERRMANN, G. Sur la spermatogénèse des Crustacés podophtalmes, specialement des Décapodes. Comptes rendus. T. 97. 1883.

[2]) GILSON. Loc. cit. p. 185—188.

[3]) Bull. scientifique de la France et de la Belgique. 1890. T. XXII. p. 42.

[4]) Mém. de l'Académie sc. Montpellier. 1893. pp. 270, 280, 281, 282, 323, 326 etc. NB. Kopfkappe bei *Bos taurus P.* nach BALLOWITZ = Perforatorium.

[5]) AUERBACH, L. Spermatologische Mitteilungen. 72. Jahresbericht der Schles. Ges. für vaterl. Kultur. II. Abt. Zool.-Bot. Sektion.

»cyanophile Substanz« des Kernes, d. h. er tingiert sich durch Methylengrün grün oder blau) als Kopf an, während er die übrigen »erythrophilen« Abschnitte entsprechend als »Mittelstück« und Schwanzfaden bezeichnet. Brandes[1]) schlägt vor, die Bezeichnung »Kopf« nicht nur in Abhängigkeit von der Entstehung und dem Verhalten den Farbstoffen gegenüber anzuwenden. Der Kopf ist nach Brandes der vordere Teil des Körpers, beim Spermium also der zur Durchbohrung der Eihülle bestimmte Teil. Aus diesem Grunde weigert sich Brandes, den »Mittelzapfen« als Spermiumkopf anzusehen, da derselbe, aus äußerst zarter Substanz bestehend und dank dem Vorhandensein dreier denselben umgebender fester Fortsätze, nicht imstande ist, in das Ei einzudringen, das nach den Befunden P. Mayers kein Mikropyle besitzt, sondern vielmehr mit einer festen chitinösen Hülle versehen ist. Als Kopf muß danach, nach der Ansicht Brandes, gerade das entgegengesetzte Ende des Spermiums angesehen werden, welches durch den zugespitzten, aus kompakterer und resistenterer Substanz bestehenden und deshalb zur Durchbohrung der Eihülle besser geeigneten Körper gebildet wird. Dieser Abschnitt (»Schwanzkapsel« Koltzoffs) entsteht nach der Ansicht von Brandes im Zusammenhang mit dem Kern der Spermatide, und zwar aus dessen »erythrophilen Substanz« und enthält den »Klöpfel« (»tigelle« der französischen Autoren; der distale Centralkörper Koltzoffs), ein Gebilde, welches, sich ausstülpend, beim Eindringen in das Ei die Rolle eines Perforatoriums übernehmen kann[2]).

Was die Krevettenspermien anbetrifft, so hält Brandes den einzigen spitzen Fortsatz derselben (»die Spitze«) für den vorderen, den Kopfteil, welcher ebenfalls der »erythrophilen Substanz« seinen Ursprung verdankt, und ist geneigt, den vordersten zugespitzten Teil derselben als Perforatorium (Bohrapparat)[3]) zu betrachten.

Die Verfasser des Lehrbuches der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Korschelt und Heider, sind ebenfalls geneigt, in diesem Stachel das Perforatorium zu erblicken. Labbé[4]) enthält sich in seiner Mitteilung über die Dekapodenspermien überhaupt einer

1) Brandes. Die Spermatozoen der Dekapoden. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Bd. XVI. 1897.

2) Brandes. 1. Biol. Centralbl. 1897. Bd. 17. Idem. 2. Sitz.-Ber. der Acad. d. Wiss. Berl. 1897. Bd. XV, XVI. S. 361 u. 3. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1897. Bd. VII. 5 Sitz.

3) Brandes. Sitz.-Ber. d. Acad. d. Wiss. Berl. 1897. Bd. XV, XVI. S. 361.

4) Labbé. Arch. Zool. Expér. (1904.)

Beurteilung der Samenkörperchen der *Caridae*. KOLTZOFF endlich nimmt in seiner Untersuchung in bezug auf die Krevettenspermien an, daß der Stachel als umgewandelte Schwanzkapsel oder chitinisierter Schwanz seinem Ursprunge nach mit dem Perforatorium nichts gemein habe. Die unlängst erschienene Arbeit GROBBENS[1]) kann jedoch hauptsächlich dank der Orientierung der Spermien der Krevette *Pandalus narval* auf den Abbildungen der der Arbeit beigefügten Tafel wieder in bezug auf die von KOLTZOFF vertretene Auffassung des Krevettenspermiums gewisse Zweifel erwecken. GROBBEN orientiert die Spermien von *Pandalus* nämlich mit abwärts (nach hinten) gerichteten Stachel (Fortsatz).

So tritt uns die Frage von der morphologischen Orientierung der Caridenspermien aus der vorhandenen Literatur, deren flüchtige Übersicht wir eben gegeben haben, in den verschiedensten Beleuchtungen entgegen und muß dieselbe als bis heute offenstehend betrachtet werden. Die Lösung eben dieser Frage bildet die Hauptaufgabe der vorliegenden Untersuchung.

II. Untersuchungsmethoden.

Als Material für meine Untersuchungen dienten mir einige Krevettenarten des Schwarzen Meeres, hauptsächlich von *Leander adspersus Rath.* (*rectirostris Zadd.*)[2]) und *Leander squilla* als der in der Bucht von Sebastopol häufigsten und daher zugänglichsten Arten.

Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen und der steten Fürsorge, welche mir von seiten des Leiters der Biologischen Station zu Sebastopol, Herrn S. A. ZERNOFF, zuteil wurde, hatte ich die Möglichkeit, auch andre Formen in bezug auf die mein Interesse in Anspruch nehmende Frage, z. B. *Crangon vulgaris (var. maculosus)*, *Athanas nitescens* und *Virbius* (sp.?), zu untersuchen, doch lege ich meiner Beschreibung die Befunde bei *Leander adspersus* zugrunde, da diese Art sowohl dank der Größe der Zellen als auch deren typischer Struktur manche Vorteile bietet. In bezug auf das Studium der Spermiohistogenese hat dieses Objekt ebenfalls bedeutende Vorzüge, da dieser gewöhnlichste Vertreter der pelagischen Fauna des Schwarzen Meeres in der Bucht von Sebastopol in großen Mengen

---

1) GROBBEN. Zur Kenntnis der Dekapodenspermien. Arb. aus d. Zool. Inst. Wien 1906. Bd. XVI. Heft 3.

2) Syn.-*Palaemon*.

vorkommt und folglich ein äußerst reiches Untersuchungsmaterial liefert, an welchem es am leichtesten fällt, die verschiedenen Entwicklungsstadien mit der größtmöglichen Vollständigkeit zu verfolgen. Ich bemerke hier, daß die Krevetten im allgemeinen ein in bezug auf das Studium der Spermiohistogenese äußerst undankbares Material darbieten, und zwar dank der außerordentlichen Schwierigkeit, selbst während der Monate der Geschlechtsreife dieser Tiere gewisser Entwicklungsstadien des Spermiums habhaft zu werden. Ich habe viel verlorene Mühe darangewandt, diese Stadien unter dem von mir am Anfang des Frühjahrs und später während des Sommers und Herbstes 1906 erbeuteten Material zu finden. Häufig sah ich mich genötigt, 15 und mehr Hoden nacheinander auf dem Mikrotom in Schnittserien zu zerlegen, ohne die geringste Hoffnung, die so nötigen Stadien zu entdecken. Die Hoden erwiesen sich sämtlich als entweder von reifen Spermien strotzend oder aber von Spermatogonien und Spermatocyten in verschiedenen Stadien angefüllt. Im April des Jahres 1907 nahm ich das tägliche Sammeln von Material wieder auf, und diesmal wurde meine Arbeit von Erfolg gekrönt. Zum Ende des Monats konnte man schon die energische Teilung der Spermatocyten und das Auftreten der ersten Entwicklungsstadien der Spermatide beobachten. Anfang Mai boten die Testikeln bereits ein vollständiges Bild der Spermiohistogenese.

Gewöhnlich untersuchte ich die Hoden durch Zerzupfen derselben mittels Nadeln in Seewasser oder einer letzterem isotonischen NaCl-Lösung und konservierte dieselben, sobald ich auf die für mich interessanten Stadien stieß. Hierauf wandte ich mich dem Schneiden auf dem Mikrotom zu.

Eine solche vorläufige Prüfung der lebenden Zellen bietet den großen Vorteil, daß sie als Kontrolle bei der Konservierung der Zellform gute Dienste leistet, obgleich diese Methode in bezug auf die Centralkörper, im Vergleich zum Studium derselben an gefärbten Schnitten, verhältnismäßig wenig Neues ergibt. Die Krevettenspermien unterscheiden sich von den Samenkörperchen der übrigen Dekapoden dadurch, daß die Centralkörper derselben an lebenden Objekten nur sehr schwer zu entdecken sind. Der Grund dafür liegt darin, daß der distale Centralkörper die Höhlung des Stachels völlig ausfüllt und die Wandungen des letzteren mit demselben gleich lichtbrechend sind, während das Vorhandensein des proximalen Centralkörpers besonders während gewisser Stadien durch das Auftreten von Mitochondrienkörnern verdunkelt wird.

Als Konservierungsflüssigkeiten wandte ich für die Hoden und den Ductus ejaculatorius hauptsächlich konzentrierte Sublimatlösung mit einem Zusatz von fünf Teilen Eisessig auf je 100 Teile der Lösung oder aber reines in NaCl-Lösung konzentriertes Sublimat an. Das Sublimat konserviert die Centralkörper, zum Teil auch die äußere Form der Spermien äußerst schön, und die Schrumpfung ist verhältnismäßig nur gering. Auch Pikrinsäuregemische versuchte ich anzuwenden, und zwar in Form von Bouinscher und Boverischer Flüssigkeit. Diese beiden letzteren Gemische eignen sich vorzüglich zur Fixierung der Teilungsfiguren, während reife Spermien durch dieselben stark deformiert werden. Osmiumsäuregemische (in Gestalt von Flemmingscher und Herrmannscher Flüssigkeit) fixieren das Chromatin, die Zellgrenzen und -form zwar gut, erwiesen sich jedoch als für meine Zwecke wenig geeignet, da die Centralkörper nach Einwirkung derselben nur äußerst schwer zu färben sind und es nur selten gelingt, die Kerne soweit zu entfärben, daß die Centralkörper selbst dann völlig deutlich sichtbar sind, wenn sie denselben dicht anliegen.

Die Gilsonsche Flüssigkeit ergab in vielen Fällen sehr schöne Resultate, erwies sich jedoch insofern als ungeeignet, als dieselbe dank ihrem Salpetersäuregehalt die Anwendung gewisser Farbstoffe, so z. B. des Biondischen Dreifarbengemisches, unmöglich macht. So wurden denn die besten Resultate durch Sublimateisessig oder reine Sublimatlösung erzielt.

Die auf dem Mikrotom angefertigten Schnitte durch die mit Cederholzöl bearbeiteten und in Paraffin eingebetteten Hoden (für *Leander* Schnitte von 7,5 μ, *Crangon* 10 μ und *Athanas* 5 μ Dicke) wurden entweder in Heidenhainschem Eisenhämatoxylin oder in Biondi-R.-Heidenhainschem Gemisch gefärbt. Durch die erstere Methode lassen sich besonders schöne Resultate bei Anwendung der Vorfärbung durch Bordeauxrot oder einfach durch Grenacherschen Boraxkarmin erzielen. Bei Anwendung dieser Färbung gelingt es bisweilen, Präparate zu erhalten, auf denen ausschließlich die Centralkörper schwarz tingiert sind. Einen besonderen Wert erhalten solche Präparate dann, wenn sich die Centralkörper dem Kern eng anschmiegen oder von den sie umgebenden Mitochondrien, die im Eisenhämatoxylin eine ebenfalls tiefschwarze Färbung annehmen, verdeckt werden. Diese schwarze Färbung der Mitochondrien durch Eisenhämatoxylin macht es nahezu unmöglich, ohne Bordeauxrotvorfärbung ihre Abgrenzung vom Kern zu erkennen. Bei Anwendung der letzteren

dagegen gelingt es häufig, bei entsprechender Entfärbung Präparate zu erzielen, auf denen die Kerne ein mehr oder minder blasses Aussehen zeigen, während die Mitochondrien sich als dunkelgraue oder schwarze Körner scharf von denselben abheben. Die spezifische Färbungsmethode derselben durch Kristallviolett nach der Professor BENDAschen Methode wollte mir gar nicht gelingen[1]. Beim Studium der Mitochondrien, besonders in den Fällen, wo es schwerfällt, dieselben mit Hilfe der oben angeführten Methoden zu differenzieren, leistet die Dreifarblösung nach BIONDI-R.-HEIDENHAIN, bei deren Anwendung sich der Kern bläulich grün tingiert, während die Mitochondrien eine intensiv rote Färbung annehmen, vorzügliche Dienste. An lebenden Zellen, in denen sie in Form stark lichtbrechender, der Oberfläche des beinahe strukturlosen Kernes dicht anliegender Körner auftreten, sind sie ebenfalls gut sichtbar.

Überhaupt machte ich beim Studium sowohl der Struktur der Spermien als auch ihrer Entwicklungsstadien in reichlichem Maße von der Beobachtung der lebenden Zellen Gebrauch, indem ich die Testikeln oder den Inhalt des Duct. ejaculat. in Seewasser oder in diesem isotonischen Lösungen zerzupfte. Am meisten brachten mich jedoch meinem Ziele in bezug auf das Verständnis der Zellform und der dieselbe bedingenden mechanischen Ursachen, im Verein mit der Mazerationsmethode und der Anwendung verschiedener Reagentien, die von KOLTZOFF empfohlene osmotische Methode näher.

Für das Studium der reifen Spermien bediente ich mich gleichzeitig mit Schnitten auch aus dem zerzupften Inhalt des Duct. ejaculat. angefertigter Trockenpräparate, die durch Osmiumsäuredämpfe fixiert und durch verschiedene Farbstoffe (hauptsächlich nach der BIONDIschen Methode) tingiert oder aber nach der Vergoldungsmethode (nach RANVIER u. A.) bearbeitet wurden. Doch muß ich gestehen, daß ich aus den Trockenpräparaten im Vergleich zu den Schnitten nur sehr wenig Nutzen ziehen konnte.

Die Tafelabbildungen wurden mit Hilfe des ABBEschen Zeichenapparates mit dem Semiapochromat 18b (Homog. Immers. $^1/_{12}$) REICHERT und Kompensocular 18 (ZEISS) auf der Höhe des Stativfußes, d. h. bei einer etwa 3500fachen Vergrößerung entworfen. (Mit Hilfe dieses Oculars entwarf ich nur die Umrisse und wesentlichsten Details, wäh-

---

[1]) Als meine Arbeit schon im Druck war, gelang es mir vermittelst der modifizierten BENDAschen von MEVES angeführten Methode diese Bildungen zu färben, welche sich also sicher als Mitochondrien erwiesen haben.

rend die nebensächlicheren mit freier Hand mit weniger starken Ocularen [Kompensocular 6 und 8], derer ich mich beim Studium meiner Präparate meistens bediente, eingezeichnet wurden.) Die Textfiguren sind mit verschiedenen Systemen und bei verschiedener, in jedem einzelnen Falle besonders erwähnter Vergrößerung angefertigt.

Zur Erleichterung der Darstellung und zur Vermeidung einer störend wirkenden Buntheit suchte ich nur die Schattierungen, nicht aber die Farben wiederzugeben, wobei ich hauptsächlich auf die richtige und genaue Wiedergabe des Wesens der beobachteten Erscheinungen bedacht war. Alle Zeichnungen der Tafel weisen deshalb ein und denselben Farbenton auf, welcher nur annähernd dem der Färbung meiner Hämatoxylinpräparate ähnelt. Sämtliche Abbildungen entsprechen bestimmten Zellen der Präparate, wobei die Wahl der einen oder andern nicht durch die Güte, was einen zwecklosen Zeitverlust veranlaßt hätte, sondern durch die für die Zeichnung bequemste Lage der Zelle bestimmt wurde. Dabei wurden natürlich durch den Schnitt verunstaltete oder bei der Konservierung deformierte Zellen vermieden. Kein einziges Mal brachte ich nur einmal oder selten gesehene Bilder zur Darstellung; meist hätte ich mich vielmehr ebensogut sämtlicher Nachbarzellen desselben Präparates bedienen können. Ebensowenig bediene ich mich kombinierter Zeichnungen.

III. Spermiohistogenese bei Leander adspersus.

Die letzten Teilungsphasen der Spermatocyten zweiter Ordnung und die Bildung der Spermatiden sind auf Fig. 1 und 2 der Tafel zur Darstellung gebracht. Bereits in dem Stadium der Teilungsanaphase, wenn am Äquator der Zelle eben eine schmale Einschnürung aufzutreten beginnt, zeigen die einzelnen Spindelfasern in der Teilungsebene unbedeutende Verdickungen, die, je näher dem Ende des Teilungsprozesses, besonders an Eisenhämatoxylinpräparaten, umso deutlicher hervortreten. Bei Vertiefung der Einschnürung nähern sich die Spindelfasern (Verbindungsfasern, Centralspindel) einander mit ihren Verdickungen immer mehr, bis die letzteren endlich zur Bildung des kompakten ringförmigen Zwischenkörpers zusammenfließen. Die ganze Achromatinfigur nimmt eine sanduhrförmige, mit einem Ringe an Stelle der Einschnürung versehene Gestalt an. Dieser ringförmige Zwischenkörper verwandelt sich durch weitere Kontraktion in ein kleines, dunkelfärbbares Körnchen, welches keinerlei Anteil am Aufbau der Spermatide nimmt und meistens nach vollendeter Zellteilung

außerhalb derselben zurückgelassen wird. Ein ebensolcher, noch deutlicher ausgeprägter Zwischenkörper bildet sich bei der Teilung der Spermatocyten erster Ordnung. Wie mir scheinen will, kommt demselben eine rein mechanische Bedeutung zu: die Kontraktion an der den ringförmigen Zwischenkörper bildenden kontraktilen Substanz der Spindel nimmt ihren Fortgang und trägt durch Zusammenschnürung der ganzen Spindel an einem Punkt zur Trennung der beiden Hälften der letzteren bei. Wenn wir das Schicksal der Spindel während der eben beschriebenen unmittelbar sich anschließenden Stadien verfolgen, so können wir uns unschwer davon überzeugen, daß die einzelnen Fasern derselben derart zusammengewunden erscheinen, als ob die Kerne, denen sie sich während der letzten Teilungsmomente anheften, eine Drehung um die Längsachse der in Teilung begriffenen Zelle in einander entgegengesetzter Richtung erfahren hätten. Nach vollendeter Teilung der Zellen lassen sich noch häufig im Protoplasma derselben der Achse nach umeinandergewundene und nach und nach sich auflösende Reste der Spindelfasern erkennen. Dadurch erklärt sich die in der eben entstandenen Spermatide anfangs mehr oder weniger fibrilläre, späterhin nach und nach verlorengehende Struktur. Später können die einzelnen Fasern zerfallen und sich miteinander verflechtend den Eindruck einer Wabenstruktur hervorrufen. Außer den Zerfallprodukten der Spindel stoßen wir zum Ende des Teilungsprozesses im Protoplasma auf verschiedene, in Form von mehr oder minder großen dunkel färbbaren Körnern auftretende Einschlüsse. Da die Auffassung derselben in diesem Stadium als Mitochondrien mir wenig begründet scheint, so bin ich eher geneigt, dieselben einfach als Produkte des Metabolismus der Zelle zu betrachten.

Die Centralkörper behalten in der größten Mehrzahl der Fälle nach der Teilung ihre periphere Lage bei und liegen dieselben in der jungen Spermatide stets an der Oberfläche der Zelle. Bisweilen läßt sich ein noch eine gewisse Zeit über erhaltenbleibender Zusammenhang derselben mit dem Kern durch nicht mehr färbungsfähige und in Auflösung begriffene Reste der Zugfasern (Polfäden) der Achromatinfigur[1]) erkennen. Die für die Teilung der Spermatocyten erster Ordnung äußerst charakteristische Zweiteilung des Centralkörpers.

---

[1]) In den Fällen, wo der Centralkörper dem Kern zu dicht anliegt, kann in letzterem eine kleine zur Aufnahme derselben bestimmte Vertiefung auftreten. (Fig. 2 der Taf. I.)

die noch vor der endgültigen Trennung der in Teilung begriffenen Zellen eintritt, findet bei der Bildung der Spermatiden von *Leander* niemals statt und bleibt dieselbe die ganze Zeit der anfänglichen Verwandlungen der Spermatide hindurch ungeteilt. Ein dem Idiozom (Centrotheke) ähnliches Gebilde kommt gleichfalls nicht zur Anlage.

Die Kerne bestehen zum Beginn der Teilung deutlich aus einzelnen, sich späterhin in Tochtersterne anordnenden Chromosomen. Nach Entstehung der letzteren, d. h. zur Zeit der endgültigen Trennung der Zellen findet jedoch ein Zusammenfließen der einzelnen Chromatinelemente statt, das aller Wahrscheinlichkeit nach mit der beginnenden Verflüssigung der Kernsubstanz im Zusammenhang steht, so daß der Kern nach und nach eine rundliche Gestalt und fast homogene Struktur annimmt. Nach beendeter Teilung oder kurz vor Schluß derselben erleiden die Kerne von neuem eine Drehung in einander entgegengesetzter Richtung, und zwar auf folgende Weise: stellen wir uns die Teilungsachse als ursprünglich in der Ebene des Präparates liegend vor, so würden die Drehungsachsen der Kerne perpendikulär zu derselben gerichtet sein. Der eine führt eine Umdrehung in der Richtung des Uhrzeigers aus, wobei er einen Bogen von etwa 45° beschreibt, während der andre eine ganz ähnliche, nur entgegengesetzte Bewegung ausführt.

Im folgenden können die in der Spermatide stattfindenden Veränderungen im wesentlichen in drei, miteinander zwar durch Übergänge verbundene, doch leicht folgendermaßen zu charakterisierende Phasen eingeteilt werden:

1. Die Veränderungen im Kern und Protoplasma.
2. Die Herausdifferenzierung der Mitochondrien und Bildung der dreiteiligen Spermatide und endlich
3. die Teilung und endgültige Ausbildung der Centralkörper, ebenso wie die endgültige Formierung des Spermiums.

Erste Phase (Fig. 3—10 der Tafel).

Bald nach der endgültigen Trennung der Spermatiden erleidet der Kern derselben eine Reihe von interessanten Veränderungen, welche aller Wahrscheinlichkeit nach mit der »Verflüssigung« desselben im Zusammenhang stehen und äußerlich, morphologisch in erster Linie im Verlust der ursprünglichen Fähigkeit des Chromatins, einzelne Fäden zu bilden, zum Ausdruck kommen. In diesem Stadium zeigt der Kern das Aussehen eines nahezu homogenen, durch

verschiedene Kernfarben intensiv färbbaren Bläschens bzw. Kügelchens, in welchem es jedoch schwerfällt, das Vorhandensein irgendeiner Struktur zu entdecken (Fig. 2, Taf. I). Das Chromatin nimmt in diesem Stadium augenscheinlich hauptsächlich an der Oberfläche des Kernes als ununterbrochene Kortikalschicht Stellung. Doch bald, häufig noch vor der endgültigen Trennung der Zellen, macht sich im Kern das Auftreten von rundlichen oder mehr oder weniger ovalen Vacuolen von verschiedener Größe bemerkbar, die sich anfangs ziemlich regelmäßig an der Oberfläche desselben anordnen. Dieses Stadium entspricht der Fig. 3 der Tafel. Auf dieser Abbildung lassen sich noch die Reste der Spindel in Form von bereits sich in Körner auflösenden Fäden erkennen; der Centralkörper behält hier häufig noch ebenso wie während der nächstfolgenden Stadien (Fig. 4 u. 5, Taf. I) seine periphere Lage bei. Selbstverständlich läßt sich derselbe nur dann entdecken, wenn er in die Schnittebene zu liegen kommt.

Der Vacuolisierungsprozess des Kernes nimmt weiterhin einen solchen Fortgang, daß die einzelnen Vacuolen zusammenfließend sich vergrößern. Letztere Erscheinung ist an dem dem Centralkörper gegenüberliegenden Kernpol besonders in die Augen fallend. Hier tritt durch Zusammenfließen mehrerer Vacuolen stets eine große, immer mehr anwachsende Vacuole auf, die nach und nach die ganze färbbare Substanz des Kernes nach der ihrem Entstehungsort gegenüberliegenden Seite, d. h. dem den Centralkörper enthaltenen Pol verdrängt. Die Vacuole wird auf diese Weise an der Seite, wo sie ihren Ursprung nimmt, nur von der nach Biondi-R. Heidenhain rot färbbaren feinen Kernmembran begrenzt (Fig. 4 u. 5 der Taf. I).

Die übrigen, an der Bildung der einen großen nicht teilnehmenden Vacuolen fassen meist an der dem Centralkörper zugekehrten Peripherie des Kernes Stellung. Der Centralkörper nähert sich seinerseits dem nun kelchförmigen Kern, dessen konkave Seite von der immer größer werdenden Vacuole angefüllt wird, und schmiegt sich der Oberfläche derselben an. Im optischen Durchschnitt weist der Kern während dieser Stadien (Fig. 5, 6 u. 7 d. Taf. I) eine halbmond- oder kreissegmentförmige Gestalt auf.

Während aller beschriebenen Stadien lassen sich im Protoplasma der Zelle keinerlei wesentliche Veränderungen konstatieren und der Zellkörper erscheint deutlich abgegrenzt. Von den folgenden Momenten jedoch an, wenn der Kern statt einer konkav-konvexen, kelchförmigen (im optischen Durchschnitt sichelförmigen) eine flachkonvexe

Gestalt annimmt, büßen die äußeren Grenzen der einzelnen Zellen immer mehr und mehr ihre Deutlichkeit ein und das Protoplasma gewinnt deutliche Anzeichen des Zerfalls. Die Zellgrenzen verschwimmen endlich völlig, so daß auf Schnitten durch den Testikel der ganze Inhalt des Follikels in der Art eines Syncitiums, in dessen desorganisiertem Protoplasma die einzelnen Kerne suspendiert sind, sich darstellt. Unverändert bleibt nur die die große Vacuole umgebende, feine Protoplasmamembran des Kernes (Fig. 7, 8 u. 9 der Taf. I).

Die weiterhin im Kern stattfindenden Veränderungen lassen sich folgendermaßen kurz zusammenfassen: Die durch Hämatoxylin und Methylgrün intensiv färbbare Kortikalschicht verschwimmt gewissermaßen in der übrigen, nur schwach tinktionsfähigen und wahrscheinlich flüssigeren Substanz der Vacuolen. Die scharfe Begrenzung der letzteren geht verloren, und der ganze Kern gewinnt endlich ein bis zu einem gewissen Grade »gemasertes« Aussehen. Dieses Stadium ist auf der Fig. 8 der Taf. I, wo sich diese »Maserung« deutlich zu erkennen gibt, dargestellt.

Der anfangs rundliche, abgeplattete Kern verändert, augenscheinlich im Zusammenhang mit der fortschreitenden »Verflüssigung« desselben, bald seine Form. Derselbe beginnt an den Wandungen der Vacuole zu verfließen und füllt dieselbe endlich ganz aus (Fig. 9 und 10 der Taf. I). Diesen Moment halte ich für besonders charakteristisch im Verflüssigungsprozeß des Kernes. Letzterer nimmt bei Tinktion durch Methylgrün eine bläulichgrüne Färbung an, wobei die Äderchen oder Fädchen nur durch ihre etwas intensivere Färbung hervortreten. Während der nächstfolgenden Stadien verliert sich diese »Maserung« nach und nach, so daß der Kern erst eine etwas unbestimmbare Struktur gewinnt und endlich ein ganz homogenes Aussehen zeigt. Am reifen Spermium tingiert sich derselbe ganz einförmig, und es gelang mir nicht, im Spermiumkopf (-kern) auch nur die geringste Struktur zu bemerken. Bei Anwendung des Dreifarbengemisches nach Biondi nimmt der Kern eine eintönig bläulichgrüne Färbung an und besteht derselbe hier, aller Wahrscheinlichkeit nach, aus flüssiger Substanz. Doch werde ich auf den Aggregatzustand des Kernes noch weiter unten zurückkommen.

Kehren wir nun zu dem auf Fig. 10 wiedergegebenen Stadium zurück. Wir sehen hier, daß die Kernsubstanz (die Umwandlungsprodukte des ursprünglichen Kernes der Spermatide) bereits die ganze Vacuole ausfüllt und nur von einer feinen Protoplasmamembran (dem Rest der Kernmembran der Spermatide) umhüllt wird, so daß

die ganze Zelle die Gestalt einer stark vorgewölbten Linse annimmt. Der ungeteilte Centralkörper behält nach wie vor seine periphere Stellung bei und vergrößert sich nur ein wenig (quillt an?), so daß er selbst an lebenden Zellen als stark lichtbrechendes Körnchen sichtbar wird. Von diesem Moment an treten die für die

Zweite Phase der Spermiohistogenese (Fig. 11—14 der Taf. I).

bezeichnenden Umwandlungen in Erscheinung.

An der Peripherie der Spermatide, an der dem Centralkörper zugekehrten Seite, die wir als »Schwanzpol« derselben bezeichnen wollen, beginnt sich eine körnige Struktur bemerkbar zu machen (Fig. 11 der Taf. I). Diese Körnchen tingieren sich durch Eisenhämatoxylin mit Bordeauxrotvorfärbung dunkelgrau oder schwarz, während die Anwendung des Dreifarbengemisches nach Biondi-R. Heidenhain eine intensiv rote Färbung veranlaßt. Die Körnchen bilden eine gleichmäßige, sich über die ganze Oberfläche des Schwanzpoles der Spermatide verbreitende und bei ihrer weiteren Entwicklung denselben wie eine Kappe überziehende Schicht (Fig. 12 der Taf. I). Doch ist die Färbung der einzelnen Körnchen keine gleich intensive; die dunkleren und größeren fasse ich als Mitochondrien[1]), d. h. als den »Halskörnern« der Spermatiden von *Galathea* und *Pagurus* (nach den Befunden Koltzoffs) homologe Gebilde auf. Weiterhin sondern sich diese dunklen Körner von denen der übrigen schwach färbbaren feinkörnigen Substanz, im Verein mit welcher sie die obenerwähnte Kappe bilden, und ordnen sich als dem Kern eng anliegende kompakte Schicht an. Hier bleiben sie, ohne weitere Veränderungen zu erleiden, bis zum Abschluß aller Umwandlungen der Spermatide und behalten dasselbe Aussehen auch im reifen Spermium bei. Sowohl während der verschiedenen Entwicklungsstadien als auch in der reifen Samenzelle lassen sich dieselben auch in der lebenden Zelle unschwer in Form stark lichtbrechender Körnchen, die bei Anwendung einer schwachen (zirka 0,5 %igen) Ätzkalilösung (Textfig. 1) besonders deutlich zutage treten, erkennen. Diese Gebilde verfügen über eine recht bedeutende Widerstandsfähigkeit, und selbst eine siebentägige Mazeration in Seewasser scheint keinen zerstörenden Einfluß zu haben.

Was die schwach färbbare feinkörnige Substanz, in der anfangs die Mitochondralkörner eingebettet waren, anbetrifft, so geht die

---

[1]) Siehe »Untersuchungsmethoden« — Anmerkung.

körnige Struktur derselben zu der Zeit der Differenzierung der Mitochondrien in die dem Kern anliegende Schicht allmählich verloren. Nach und nach nimmt dieselbe ein vollständig homogenes Aussehen an und bedeckt als helle, durch Eisenhämatoxylin kaum färbbare Schicht den Schwanzpol der Spermatide (Fig. 14 der Taf. I).

Aus dieser Schicht nimmt späterhin der chitinöse Schwanzstachel des Spermiums seinen Ursprung, weshalb ich dieselbe fernerhin auch als »chitinogene Schicht« oder der Ähnlichkeit in der Entstehung des Stachels und der Kapsel von *Galathea* wegen als »Kapselschicht« bezeichnen will. So stellt sich denn die Spermatide von *Leander*, entsprechend derjenigen von *Galathea* und *Pagurus*, während des geschilderten Stadiums als dreiteiliges Gebilde dar und setzt sich aus dem Kern, der Mitochondral- und der chitinogenen (bzw. Kapsel-) Schicht zusammen. Diese drei Abschnitte sind wie Stockwerke übereinandergelagert. Der Centralkörper behält während der ganzen Dauer des Differenzierungsprozesses der chitinogenen und der Mitochondrienschicht seine ursprüngliche Lage an der Peripherie des Kernes bei und läßt sich während der den Fig. 11, 12 u. 13 der Taf. I entsprechenden Stadien nur äußerst schwer von den nahezu ebenso intensiv gefärbten Mitochondralkörnern unterscheiden. Nach Differenzierung der letzteren bleibt derselbe in der chitinogenen Schicht der Spermatide liegen. Dieser Moment leitet die dritte Phase der Entwicklung der Spermatide ein, für die die Ausbildung der Centralkörper und die mit letzterer im Zusammenhang stehende Formveränderung der chitinogenen Schicht, welche sich in den mächtig entwickelten Schwanzfortsatz (Stachel) des reifen Spermiums umwandelt, bezeichnend ist.

Fig. 1.



Kopfteil des Spermiums von *Leander* nach Einwirkung einer 0,5%igen KOH-Lösung. Der Kopf ist aufgequollen; die Mitochondrien treten deutlich hervor. SEIBERT. Hom. Imm. 1/12. Oc. 3 (Auf der Höhe des Fußes des Stativs,) Vergr. c. 1800.

Die dritte Phase.

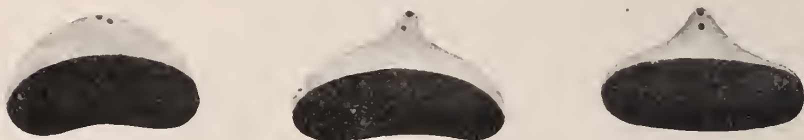
Bald nach Differenzierung der Schichten der Spermatide teilt sich der Centralkörper, indem er sich häufig der Peripherie wieder

nähert, in zwei Tochterkörperchen (Fig. 15 der Taf. I). Häufig tritt diese Teilung noch vor endgültiger Differenzierung der chitinogenen und der Mitochondrienschicht, selbst während der den Fig. 10 u. 11 der Taf. I entsprechenden Stadien ein, doch können solche Ausnahmefälle nicht als eine typische Erscheinung angesehen werden. Nach der Teilung drehen sich die beiden Centralkörper auf die Weise, daß der eine dem Kern mehr genähert ist — proximaler Centralkörper —, während der andre der Peripherie zugewandt ist — distaler Centralkörper.

Beide Centralkörper fassen längs der Achse der Spermatide, welche die künftige Achse des reifen Spermiums andeutet, Stellung (Fig. 16 u. 17 der Taf. I).

Die chitinogene Schicht bildet gleichzeitig mit der Drehung der Centralkörper eine kleine Erhebung (Fig. 17 der Taf. I) oder mehr

Fig. 2.



In der chitinogenen Schicht von *Leander* bei der Drehung der Centralkörper nach deren Teilung auftretende Papille. Reichert Semiapochr. 18 b. Oc. 18. Vergr. c. 3500.

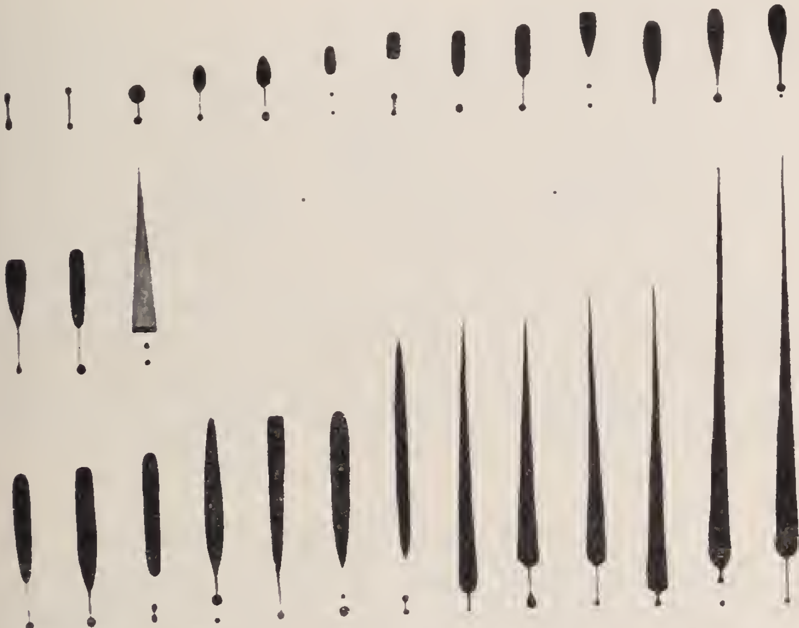
oder weniger ausgesprochene Papille (Textfig. 2) über denselben. Bereits im Stadium der Tafelfig. 17 macht sich häufig im distalen Centralkörper ein gewisses Größenwachstum bemerkbar. Beide Centralkörper treten zwar ein wenig auseinander, bleiben jedoch miteinander durch die »Centrosomalfäden« verbunden, die je nach dem Entfärbungsgrade des betreffenden Präparates mehr oder weniger deutlich zutage treten (Fig. 18 u. 19 der Taf. I).

Die folgenden Umwandlungen, welche der distale Centralkörper zu erleiden hat, bestehen in der Volumenzunahme[1]) und der Streckung derselben der Längsachse nach, wobei er allmählich die Gestalt eines Stäbchens (Röhrchens?) annimmt, welches während gewisser Stadien an ein Ausrufungszeichen erinnert (Fig. 20—22 der Taf. I).

[1]) Anfangs quillt derselbe ähnlich einem Flüssigkeitstropfen oder der Traubeschen künstlichen Zelle an. Die Ähnlichkeit mit der letzteren wird noch größer, wenn wir eine auch im gegebenen Falle äußerst wahrscheinliche Einteilung der Substanz des Centralkörpers in eine (festere) Rindenschicht und eine (flüssigere) Marksubstanz voraussetzen. Vgl. Koltzoff, Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Dekapoden.

Häufig macht sich zwischen den beiden Centralkörpern noch ein dunkelfärbbares Körnchen, welches in Gestalt und Größe mit dem proximalen Centralkörper übereinstimmt, bemerkbar. In diesem Falle (vgl. Fig. 3 u. 5 im Text) verbindet der Centrosomalfaden dasselbe entweder mit dem proximalen oder mit dem distalen Centralkörper, oder kann dieser Faden ganz fehlen. Niemals steht dieses Gebilde jedoch gleichzeitig durch Fäden mit beiden Centralkörpern in Verbindung. Die Erklärung dieser Erscheinung ist meiner Ansicht nach im Ursprung dieses festen »intermedialen« oder Zwischenkörperchens zu suchen. Die Substanz der Centralkörper ist bei den Dekapoden keine homogene, sondern setzt sich, nach den Angaben KOLTZOFFS, aus einer dichteren Rindenschicht (»Centrogel«) und einer flüssigeren Marksubstanz (»Centrosol«) zusammen. Der »Centrosomalfaden« ist wohl aller Wahrscheinlichkeit nach seinem Ursprunge nach dieser letzteren dadurch zuzurechnen, eine Voraussetzung, die auch durch das Verhalten desselben den Farbstoffen gegenüber bestätigt wird. (Durch Hämatoxylin tingiert er sich weniger intensiv als die Centralkörper selbst. Nur bei schwacher Entfärbung erscheint er ebenso

Fig. 3.



Verschiedene bei *Leander adspersus* im Laufe der Spermiogenese vorkommende Formen von Centralkörpern. Vergr. 3500.

tiefschwarz. Beim Auseinandertreten der Centralkörper kommt es zwischen ihnen folglich zur Bildung eines mehr oder weniger flüssigen und ziehigen Fadens, welcher bei einer die Kohäsionskraft übersteigenden Ausspannung durch Zerreißen noch einem zwischen den beiden Centralkörpern gelegenen Körnchen den Ursprung geben kann. In Abhängigkeit von der Stelle des Risses kann letzteres entweder mit einem der Centralkörper in Verbindung bleiben oder aber, wenn der Riß die Mitte getroffen hat, sich zu einer Kugel zusammenballen und selbständig werden.

Als auf eine interessante Erscheinung weise ich darauf hin, daß ich bei Anwendung von Pikringemischen zu Konservierungszwecken (diese Gemische haben überhaupt die Eigentümlichkeit, leicht eine gewisse Schrumpfung der Centralkörper hervorzurufen) in reifen oder fast reifen Spermien stets statt des einen proximalen Centralkörpers deren zwei beobachten konnte, wobei es mir in keinem einzigen Falle gelang, den Centrosomalfaden zu entdecken (Textfig. 3, 5 u. 6).

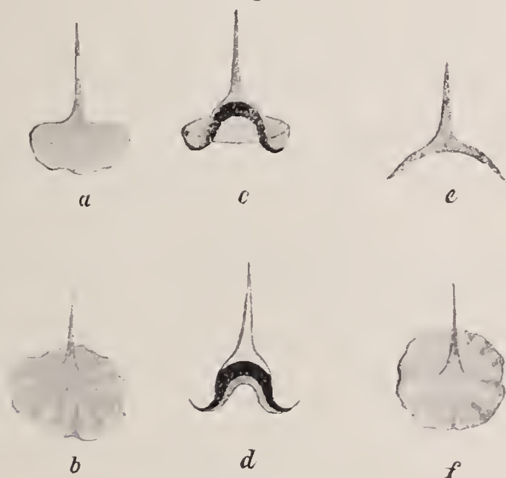
Die letzten Entwicklungsstadien des distalen Centralkörpers werden nun dadurch charakterisiert, daß der hintere Abschnitt desselben sich in eine Spitze auszieht (Fig. 23—24 der Taf. I), wobei die denselben als dünne Schicht überziehende chitinogene Substanz demselben folgend dem zugespitzten Stachel des reifen Spermiums den Ursprung gibt.

IV. Vergleichende Morphologie der Caridenspermien.

Das reife Spermium von *Leander adspersus Rath* (= *rectirostris Zadd.*) stellt ein nagelförmiges Gebilde dar, dessen verbreiterter Teil durch den Kern gebildet wird, welcher von rückwärts wie von einer Kappe von der kompakten, der hinteren (»chitinogenen«) Schicht der Spermatide ihre Entstehung verdankenden Substanz bedeckt ist (Textfig. 8). Diese Kappe geht, sich unmittelbar hinter dem Kopf stark verjüngend, allmählich in die Spitze oder den Schwanzstachel des Spermiums, der von der Substanz des distalen Centralkörpers ausgefüllt wird, über. Vorn setzt sich die besagte Kappe an der vorderen, freien Oberfläche des Kernes allmählich in eine feine Protoplasmamembran fort, die, wie ihre Entwicklungsgeschichte beweist, aus der Protoplasmamembran des ursprünglichen Kernes der Spermatide entsteht. Die Mitochondrien liegen als kompakte körnige Masse dem Kern dicht an, indem sie sich an dessen hinterer, dem Stachel zugekehrter Oberfläche anordnen. Der proximale Central-

körper liegt unmittelbar hinter den Mitochondrien an der Übergangsstelle des erweiterten Teiles der Kappe in den Stachel. Sowohl die Kappe als auch deren Stachel müssen in Anbetracht ihrer Widerstandsfähigkeit verschiedenen Reagentien gegenüber als aus Chitin oder doch aus einer diesem sehr ähnlichen Substanz bestehend angesehen werden. Ich unterwarf den durchgehend aus reifen, untereinander durch eine zähe und ziehige Masse zu wurstförmigen Gebilden verbundenen Spermien bestehenden Inhalt des Ductus ejaculatorius

Fig. 4.



Spermien von *Leander adspersus*.
a, b. Nach halbstündigem Kochen in 10%iger KOH-Lösung (schwach mit Pyrogallol gefärbt). *c, d.* Nach 8-stündiger Bearbeitung durch Pepsin. *e, f.* Nach 8-stündiger Bearbeitung durch Trypsin. Seib. Ob. V. Oc. 3. Vergr. c. 940.

einem längeren (zirka 30 Minuten) Kochen in 5—10 % iger KOH-Lösung. Nachdem ich durch Zentrifugieren den ausfallenden Satz abgetrennt und den Laugeüberschuß durch Auswaschen in destilliertem und auch mit Essigsäure angesäuertem Wasser entfernt, erhielt ich stets eine große Menge, teils aber ganz unverändert gebliebener »Kappen«. Diese Bearbeitungsmethode ergibt bessere Resultate, wenn man den Inhalt des Ductus ejaculatorius nicht direkt in eine 10 % ige KOH-Lösung bringt, sondern den Laugegehalt durch allmählichen Zusatz von konzentrierter KOH-Lösung zu der die Spermien enthaltenden, dem Seewasser isosmotischen NaCl-Lösung erhöht. Der Ersatz des Seewassers durch eine NaCl-Lösung ist insofern günstig, als die in ersterem enthaltenen und sich bei Zusatz von KOH in

Gestalt von Hydraten absetzenden metallischen Verbindungen das Experiment wesentlich verdunkeln.

Nach dieser Behandlung färbte ich die Kappen in alkoholischer Pyrogallollösung oder in Jod-Chlorcalcium. Bei dieser Bearbeitung ließen sich stets die für das Chitin charakteristischen Färbungen erzielen. Schwache mineralische Säuren lösten in kaltem Zustande den Satz nicht, ebenso kochendes Wasser, Alkohol, Äther, Essigsäure, während starke mineralische Säuren die völlige Auflösung herbeiführten. Ich unterwarf endlich die Spermien von *Leander* einer achtstündigen Einwirkung von Verdauungsfermenten bei einer Temperatur von 37—38° C. Zu diesem Zweck wurde das Pepsin in 0,18 %igem HCl, das Tripsin in 0,3 %igem Na_2CO_3 gelöst. Im ersteren Falle ging augenscheinlich nur die protoplasmatische Kernmembran in Lösung über, während der Kern selbst und die Chitinkappe mit ihrem Stachel unversehrt blieb. Bei Anwendung des zweiten Ferments wurde auch der Kern zerstört und blieben die zum Teil verunstalteten Kappen übrig. Leider hatte ich nicht die Möglichkeit, auch die Reaktion zur Erhaltung von Glykosamin (Chitosamin), dessen charakteristische Eigentümlichkeit es ist, in alkalischen Lösungen Kupferhydroxyd zu reduzieren, anzuwenden, doch beweisen schon die oben angeführten Experimente, wie mir scheint, zur Genüge, daß wir es in den Kappen mit Chitin oder doch mit einer diesem letzteren nahe verwandten Substanz zu tun haben. So erfährt die morphologische Übereinstimmung dieser Gebilde mit den chitinösen Schwanzkapseln der übrigen Dekapoden durch die eben angeführten Experimente nur eine nochmalige Bestätigung.

Wollen wir nun suchen, auf Grund der Daten der Spermiohistogenese uns über den Zusammenhang der Caridenspermien mit dem gewöhnlichen beweglichen Typus geschwänzter Spermatozoen einer- und den unbeweglichen Spermien nahe verwandter Tiergruppen andrerseits Klarheit zu verschaffen. Es erscheint äußerst bequem, der Homologisierung einerseits den Bau und die Entwicklung der Urodelaspermatozoen (z. B. derjenigen von *Amphiuma* oder *Salamandra*) als sich dem Waldeyerschen Schema[1]) bedeutend nähernden und den Bau der *Galathea*- und *Pagurus*-Spermien als der am eingehendsten untersuchten und für die *Decapoda macrura* typischen andrerseits zugrunde zu legen.

---

[1]) Vgl. Hertwigs Handbuch d. Entw.-Gesch. d. Wirbeltiere, Waldeyer: »Die Geschlechtszellen«. Fig. 6, S. 100.

Auf Grund der Spermiogenese läßt sich das Urodelenspermatozoon (Textfig. 8 A) im wesentlichen in folgende Abschnitte einteilen:

1. Der Kopf, welcher sich aus dem dem Kern der Spermatide seine Entstehung verdankenden »eigentlichen Kopf« und dem Perforatorium[1]), das sich aus der Centrotheke (Idiozom) entwickelt, zusammensetzt.

2. Der Hals — der zwischen dem hinteren Kopf(Kern-)abschnitt und dem vorderen Teil (vorderen Ringe) des distalen Centralkörpers eingeschaltete Teil. (Bei *Salamandra* wird dieser ganze Distrikt von dem proximalen Centralkörper gebildet.)

3. Der Schwanz — der ganze übrige Teil des Spermatozoon vom Vorderende des distalen Centralkörpers nach rückwärts. Im Schwanz läßt sich noch das zwischen dem vorderen und hinteren »Ringe» des distalen Centralkörpers eingelagerte »Verbindungsstück« (pars conjunctiva) unterscheiden. Die Vergleichung der geschwänzten Spermatozoen andrer Tierformen mit dem von uns als Grundtypus angenommenen zeigt, daß sich alle Abweichungen von dem letzteren hauptsächlich auf die ungleichmäßige Entwicklung und Differenzierung der oben angeführten Abschnitte zurückführen lassen. Eine besondere Unbeständigkeit zeigt in dieser Beziehung das »Verbindungsstück« des Schwanzes, der in den Fällen, wo der distale Centralkörper seine völlige Ausbildung nicht erreicht und keinen hinteren Ring bildet, entweder stark reduziert sein oder aber ganz ausfallen kann. Ein nicht weniger unbeständiges Gebilde stellt das Perforatorium dar, welches in gewissen Fällen eine äußerst hohe und komplizierte Ausbildung erlangt, während es in andern völlig fehlt (Teleostei).

Auf Grund spermiohistogenetischer Daten läßt sich auch das Caridenspermium in die oben angeführten Abschnitte einteilen:

1. Der Kopf — der erweiterte, durch die Umwandlung des Kernes der Spermatide entstehende Teil des Spermiums.

2. Der Hals — der zwischen dem Kern und dem Vorderende des distalen Centralkörpers gelegene Abschnitt. Derselbe umschließt den proximalen Centralkörper und die dem Kern anliegenden Mitochondrien.

3. Der Schwanz, welcher aus einem chitinösen Stachel besteht der den in ein zugespitztes Stäbchen auswachsenden distalen Centralkörper umhüllt.

Ich kann nicht die geringste Begründung für die Auffassung des Chitinstachels als Vorderende des Spermiums

---

[1]) Syn. Perforatorium = Acrosoma (Lenhossék), Spieß (Retzius).

oder als Homologon des Perforatoriums entdecken, da in keinem einzigen Entwicklungsstadium der Spermatide eine Centrotheke oder ein ähnliches Gebilde zur Anlage kommt. Außerdem umschließt der Stachel den distalen Centralkörper, welcher in sämtlichen uns bekannten Fällen stets dem Schwanzabschnitt des Spermiums angehört.

Was nun den erweiterten Vorderabschnitt des Spermiums anbetrifft, so drängt sich uns, wenn wir alles oben Gesagte zusammenfassen, leicht die Überzeugung auf, daß wir in demselben tatsächlich den Kopf vor uns haben. Viel schwieriger erscheint schon die Feststellung des Halsabschnittes, da derselbe bei *Leander* nur wenig deutlich zutage tritt. Doch bei Anwendung der Boraxkarminfärbung

Fig. 5.



a. Spermium von *Crangon maculosus*. Boraxkarmin- und Eisenhämatoxylinfärbung nach Fixierung durch Pikrinsäure. *b*. Spermium von *Leander adspersus* nach gleicher Bearbeitung. Der Stachel hat sich zusammen mit der ringförmigen Verdickung der dist. Centralkörper abgelöst. Vergr. 3500.

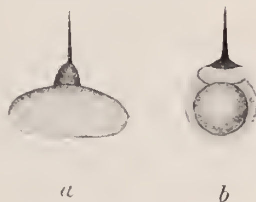
mit nachfolgender Bearbeitung durch Eisenhämatoxylin gelingt es bisweilen (besonders an durch Pikrinsäure fixierten Objekten), im bereits ausgebildeten distalen Centralkörper zwei Abschnitte, einen ringförmigen, dunkelfärbbaren vorderen und einen den Stachel vollständig ausfüllenden, schwächer tingierten hinteren herauszudiffenzieren (Textfig. 5).

Den vorderen Teil des distalen Centralkörpers halte ich infolgedessen für dem vorderen Ringe bei *Salamandra*, also für die hintere Grenze des Halsabschnittes homolog, wobei dem letzteren sowohl der den proximalen Centralkörper enthaltende Teil als auch die dem Kern anliegenden Mitochondrien zugerechnet werden müssen. Als Bestätigung dieser Annahme kann meiner Ansicht nach die Vergleichung der Spermien von *Leander* mit denen gewisser andrer *Caridae*, z. B. denen von *Athanas nitescens* (vgl. Textfig. 6) oder *Sicyonia sculpta*

dienen, bei welchen der Halsabschnitt deutlich in Gestalt einer kleinen Erhöhung, von deren Mitte aus sich hier der Stachel erhebt, hervortritt.

Bei Anwendung kalter KOH-Lösungen, welche ein Aufquellen des ganzen *Leander*-Spermiums verursachen, wird der Halsabschnitt nicht selten stärker aufgebläht als der Schwanzteil, wobei die Grenze zwischen den beiden Abschnitten völlig mit der Grenze des Halsteiles, d. h. dem Vorderabschnitt des distalen Centralkörpers, übereinstimmt, so daß das ganze Spermium seiner Gestalt nach gewissermaßen an das Spermium von *Athanas* erinnert (Textfig. 7).

Fig. 6.



a. Spermium von *Athanas nitescens* Vergr. c. 2000.
b. Noch nicht ganz ausgebildetes Spermium von *Sicyonia sculpta* nach Koltzoff. Vergr. 3500.

Interessant ist die Tatsache, daß der Schwanzstachel in gewissen Fällen (durch mangelhafte Konservierung oder dank mechanischer Ursachen, z. B. den Druck auf das Deckgläschen) sich ablöst, wobei die Bruchstelle in der größten Mehrzahl der Fälle mit der ringförmigen Verdickung des distalen Centralkörpers übeinstimmt. Letztere bleibt dabei mit dem Schwanzstachel in Verbindung. Diese Erscheinung birgt vielleicht einen gewissen Hinweis auf die physiologische Bedeutung der Grenze des Halsabschnittes, an welcher in gewöhnlichen Fällen (Beobachtungen an beweglichen fadenförmigen Spermatozoen) bei der Befruchtung die Trennung des Spermiums stattfindet, wobei der den proximalen Centralkörper enthaltende Hals mit dem Kopf in das Ei eindringt, während sich der Schwanz ablöst.

Fig. 7.

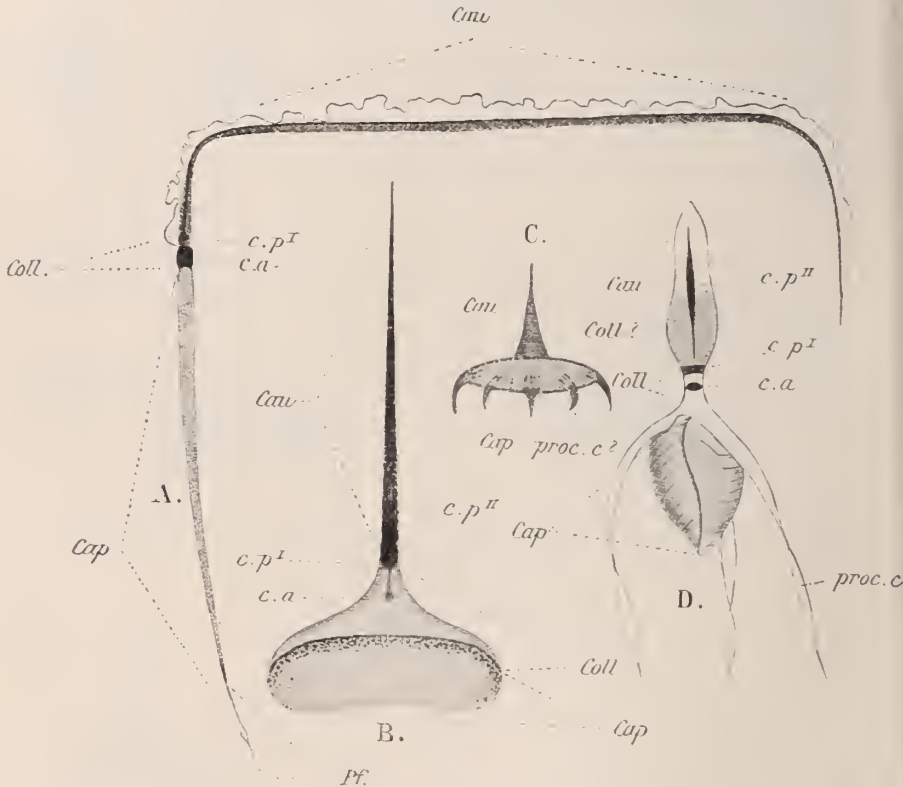


Spermium von *Leander adspersus* nach Einwirkung einer 0,5 $^0/_0$ igen KOH-Lösung. Quellen des Halsabschnittes. Seib. Imm. $^1/_{12}$. Oc. 3. Vergr. 1800.

Nachdem wir die Homologie der Teile des Krevettenspermiums mit denen des gewöhnlichen Spermientypus festgestellt haben, läßt sich auch unschwer der Vergleich zwischen den ersteren und den für die *Macrura reptantia* typischen *Galathea-* und *Pagurus*-Spermien führen (Textfig. 8D). Beim Studium der Spermiogenese sowohl der einen als der andern begegnen wir in beiden Fällen gleicherweise dem Stadium der dreiteiligen Sper-

matide. Doch während in der chitinogenen (Kapsel-) Schicht bei *Galathea* und *Pagurus* eine äußere Kapselhülle und ein inneres, den distalen Centralkörper umkleidendes Röhrchen[1]) sich herausdifferenzieren, findet dies bei *Leander* nicht statt. Die chitinogene Schicht bleibt einheitlich und streckt sich einfach, dem wachsenden distalen

Fig. 8.



Vergleichende Morphologie der Caridenspermien. A. Urodelenspermatozoon (ein wenig schematisiert). B. *Leander*-Sperminm. C. *Pasiphea*-Sperminm (nach Grobben). D. *Galathea*-Spermium (n. Koltzoff). *cap*. Samenkopf, Kern; *Pf*. Perforatorinm; *coll*. Halsabschnitt; *cau*, Schwanz; *c.a*. proximaler Centralkörper; *c.p.*I u. *c.p.*II vorderer und hinterer Abschnitt des distalen Centralkörpers; *proc.c*. Halsfortsätze.

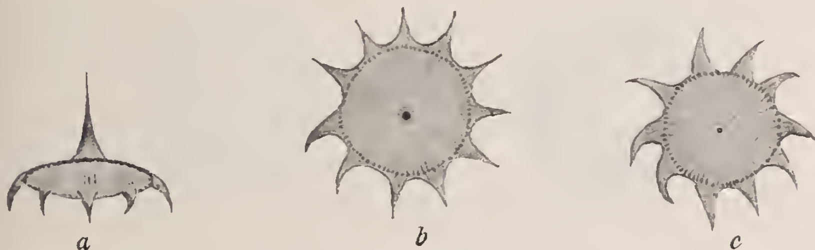
Centralkörper folgend, und überzieht denselben mit einer dünnen, nach und nach erhärtenden Hülle, ähnlich einem zähflüssigen Tropfen, der sich hinter einem benetzten festen Stäbchen herzieht. So ist denn der einschichtige Stachel des *Leander*-Spermiums als der ganzen chitinösen Schwanzkapsel der *Galathea*- und *Pagurus*-Spermien homo-

---

1) Vgl. Koltzoff, Taf. I u. II.

log aufzufassen und kann derselbe auf keine Weise als den drei Halsfortsätzen der letzterwähnten Spermien morphologisch gleichwertiges Gebilde angesehen werden. Was die Halsfortsätze anbetrifft, so differenzieren sich bei *Leander* ebenso wie bei den andren von mir untersuchten Vertretern der Familie *Caridae* die Mitochondrienkörner nicht in Fortsätze, sondern liegen vielmehr als kompakte Masse dem hinteren, dem Schwanzstachel zugekehrten Ende des Kernes an. Übrigens finden sich in der unlängst erschienenen Arbeit GROBBENS[1]) Hinweise auf in dieser Beziehung vorkommende Übergänge. So beschreibt der Autor die von ihm einmal im frischen Zustande untersuchten Spermien »der seltenen, in mancher Beziehung ursprüngliche Charaktere aufweisenden Caridide *Pasiphaea sivado*, in denen die

Fig. 9.



Pasiphea-Spermium nach GROBBEN. Vergr. 659. *a*. Seitenansicht. *b*, *c*. Vom Stachel aus gesehen.

Charaktere beider Spermientypen« der Dekapoden (»acanthina« und »anacantha« nach der Terminologie KOLTZOFFS) »vereinigt erscheinen« (Textfig. 9).

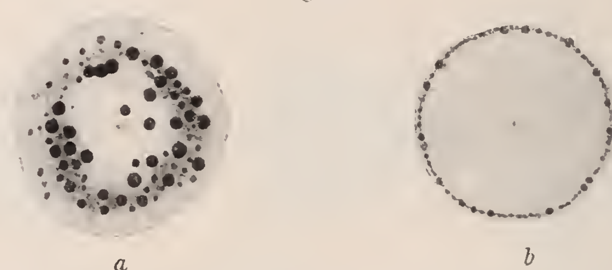
Die Spermien von *Pasiphaea* zeigen, nach der Schilderung GROBBENS, eine nagelförmige Gestalt, ebenso wie diejenigen von *Leander*, und sind mit einem linsenförmigen Kopf und einem zugespitzten mittellangen Fortsatz versehen. Außer diesem für die *Macrura natantia* so charakteristischen Fortsatz sind am Scheibenrande noch zehn bis zwölf kurze Seitenstrahlen vorhanden, die schwach hakenförmig gekrümmt sind. Bei der Betrachtung des *Pasiphaea*-Spermiums von der Fortsatzfläche zeigt sich an der Scheibe eine radiäre Streifung von großer Regelmäßigkeit, die auf das Vorhandensein einer Fadenstruktur hinweist. Die einzelnen Fasern verlaufen an der Basis des medianen Fortsatzes (des Stachels) in divergierenden Bündeln radiär nach verschiedenen Richtungen zu den

[1]) Arb. aus d. Zool. Inst. Wien 1906. Bd. XVI. Heft 3.

Seitenstrahlen, in denen sie bis zur Spitze wieder konvergieren. Doch auch zwischen den in die Seitenstrahlen verlaufenden Bündeln ist an der Scheibe eine gleiche, wenn auch weniger hervortretende radiäre Streifung zu erkennen.

Sowohl die Lage der von Grobben beschriebenen radiären Streifung der Fortsätze als auch der Umstand, daß dieselben im frischen Zustande an lebenden Zellen so deutlich sichtbar sind, und in gleicher Weise der Strukturcharakter derselben machen die Annahme, daß wir es hier mit Mitochondrien zu tun haben, und daß die von ihnen gebildeten Seitenstrahlen den Halsfortsätzen der Spermien anderer *Macrura*, wie dies ja auch Grobben annimmt, zu homologisieren sind, äußerst wahrscheinlich. In den *Leander*-

Fig. 10.



a. *Leander*-Spermium vom Schwanzstachel aus gesehen. *b*. Dasselbe von der entgegengesetzten Seite. Vergr. 3500.

Spermien sind dieselben einfach in ihrer Entwicklung zurückgeblieben und die Mitochondrien werden durch eine einheitliche, undifferenzierte, körnige Masse ohne die geringsten Spuren einer radiären Struktur repräsentiert (vgl. Textfig. 10).

Wenn wir nun alles oben Gesagte zusammenfassen, so kommen wir auf Grund unsrer Vergleichung des *Leander*-Spermiums mit denen von *Galathea* und *Pagurus* einer- und den beweglichen Salamanderspermatozoen andrerseits zu dem Schluß, daß dem Kopf des *Leander*-Spermiums (Textfig. 8B) gleich andern untersuchten Dekapodenspermien ein Perforatorium fehlt; dem Kopf schließt sich hinten der wenig hervortretende und, von den andern *Macrura* abweichend, fortsatzlose und aus einer einheitlichen Mitochondrienmasse und dem erweiterten, den proximalen Centralkörper mit dem Censosomalfaden enthaltenden Teil der Chitinkappe bestehende Hals an. An der Übergangsstelle der Halsregion

in den folgenden Schwanzabschnitt fehlt jegliche Einschnürung und die Grenze zwischen diesen beiden Abschnitten wird lediglich durch den ringförmigen Teil des distalen Centralkörpers, in dessen Nähe meist die Ablösung des Schwanzes stattfindet, gekennzeichnet; bei der Ablösung bleibt der ringförmige Teil des distalen Centralkörpers mit dem Schwanzstachel in Verbindung. Letzterer entspricht morphologisch dem Schwanz des gewöhnlichen Spermientypus oder aber der Schwanzkapsel andrer *Macrura* und umschließt den mächtig ausgebildeten stabförmigen distalen Centralkörper, im Zusammenhang mit welchem weiter keinerlei besonderer Achsenfaden zur Ausbildung gelangt.

KOLTZOFF suchte in seiner Arbeit auf Grund des Studiums der morphologischen Charaktere die genetischen Wechselbeziehungen der verschiedenen Typen der Dekapodenspermien aufzudecken und eine Klassifizierung derselben in Form eines Stammbaumes zu schaffen. Das Verständnis der Phylogenie der Spermien bietet insofern ein bedeutendes theoretisches Interesse, als sie ein genügender Beweis dafür ist, daß in der vergleichenden Cytologie wir uns derselben Methoden bedienen und uns dieselben Aufgaben entgegentreten können wie auf dem Gebiete der vergleichenden Anatomie[1].

[1] Auf den Zusammenhang der Ähnlichkeit im Bau der Spermien und dem näheren oder weiteren Verwandtschaftsgrade der einzelnen Vertreter der Dekapodengruppe wurde schon von GROBBEN (loc. cit. S. 41) in folgenden Worten hingewiesen: »und zwar sind die Spermatozoen der Verwandten einander ähnlich und ähneln einander um so mehr, je näher die Tiere verwandt sind und umgekehrt. Es kann somit der für die Samenkörperchen der Vertebraten gemachte Ausspruch R. WAGNERS (Die Genesis der Samentierchen. MÜLLERS Archiv. 1836. S. 225) als vollinhaltlich auch für die Spermatozoen der Dekapoden geltend unterschrieben werden: daß „in den Samentieren sich immer ein bestimmter Klassencharakter ausspricht und es möglich ist, daß die spezifische Verschiedenheit selbst bis auf die Arten fortgeht" ...« usw. Auf eine solche Abhängigkeit zwischen der Ähnlichkeit der Gastropodaspermien und deren Verwandtschaftsgrade weist auch RETZIUS hin. Biol. Untersuch. Neue Folge. Bd. XIII. Nr. 1. Stockholm 1906.

In allgemeinerem Sinne verleiht BRANDES (Die Einheitlichkeit im Bau der tierischen Spermatozoen. Verh. der Deutsch. Zool. Ges. 1897) diesem Gedanken in folgenden Worten Ausdruck: »Die Einheitlichkeit im Bau der Organismen immer mehr und mehr aufzudecken ist das Ziel aller biologischen Forschung. Wenn unsre Ansicht von der organischen Entwicklung richtig ist, so muß sich Einheitlichkeit und Gesetzmäßigkeit nicht nur im Großen, sondern gerade auch im Allerkleinsten nachweisen lassen.«

Bei Vergleichung der Resultate meiner Beobachtungen mit den oben angeführten Untersuchungen KOLTZOFFS und den schon nach Erscheinen der letzteren veröffentlichten Daten GROBBENS über die *Pasiphaea*-Spermien hielt ich mich für berechtigt, gewisse Veränderungen in den Details des KOLTZOFFschen Schemas vorzuschlagen. In erster Linie sind die *Pasiphaea*-Spermien aller Wahrscheinlichkeit nach den »Spermia acanthina deracantha«[1], d. h. dem mit Halsfortsätzen mitochondralen Ursprunges versehenen Spermientypus zuzurechnen, wenn wir auch in Anbetracht der eigentümlichen, in einen Stachel verwandelten Kapsel ihren gemeinsamen Ursprung von einer Grundform als selbständigen Zweig annehmen müssen. Ich schlage infolgedessen vor, die Caridenspermien im Gegensatz zu den durch den Bau ihrer Kapsel charakterisierten Sp. erecta und Sp. contracta als »Sp. acuminata« (acumen = Spitze) zu bezeichnen. Bei den übrigen uns bekannten Vertretern der *Natantia* konnte einfach das Auftreten einer flachen, sich der Eioberfläche eng anschmiegenden Vertiefung an der vorderen Fläche des Kernes (Kopfes) des Spermiums funktionell die orientierende Rolle der kurzen Halsfortsätze übernehmen, während die Fortsätze selbst verloren gingen. Welcher der beiden Spermienformen (der von *Pasiphaea* oder von *Leander*) als der primitivere angesehen werden muß, ist in Anbetracht unsrer mangelhaften Kenntnis der *Pasiphaea*-Spermien schwer zu bestimmen; meine Annahme stützt sich hauptsächlich auf die Behauptung GROBBENS, welcher *Pasiphaea* für eine primitive Form ansieht. Außerdem scheint mir die Voraussetzung, die zweifellos mit den Spermia deracantha der andern *Decapoda macrura* von einer gemeinsamen Stammform entspringenden Caridenspermien hätten (bei *Pasiphaea*) sekundär diesen ähnliche Charaktere (die Halsfortsätze) erworben, wenig Wahrscheinlichkeit für sich zu haben. Jedenfalls scheint es mir möglich, KOLTZOFFS Einteilung der Spermia vesiculifera in erstens acanthina und zweitens anacantha (acuminata anacantha) beibehaltend, die letzteren von den ersteren abzuleiten, d. h. anzuerkennen, daß dieselben sekundär ihre Halsfortsätze eingebüßt haben.

V. Die Abhängigkeit der Form des Leander-Spermiums von den mechanischen Strukturbedingungen.

Im vorhergehenden hatte ich mehrmals darauf hinzuweisen, daß im Laufe der Spermiohistogenese der Kern der Spermatide eine Reihe

[1] *δέρη* = Hals; *ἄκανθα* = Stachel, Fortsatz.

von Umwandlungen durchläuft, wobei seine bestimmte Struktur nach und nach verwischt wird, bis derselbe endlich ein völlig homogenes Aussehen gewinnt. Die ganze Folge dieser Erscheinungen bezeichnete ich als »Verflüssigung« des Kernes, wobei ich den tatsächlich vor sich gehenden physikalischen Prozeß im Auge hatte. Nach den Untersuchungen KOLTZOFFS und ANDREWS unterliegt wohl die Tatsache keinem Zweifel mehr, daß das Protoplasma an und für sich einen flüssigen Aggregatzustand besitzt. Der logische Schluß aus dieser These ist folgender: Da ein jeder Flüssigkeitstropfen eines beliebigen Volumens das Bestreben zeigt, seine Oberfläche auf ein Minimum zu reduzieren, und infolgedessen unter gewöhnlichen Bedingungen eine sphärische Gestalt annimmt, so müssen wir in all den Fällen, wo wir bei einer Zelle beständigen, von der sphärischen abweichenden Formen begegnen, notgedrungen das Vorhandensein fester Strukturen annehmen, die, ähnlich den Drahtfiguren in den bekannten PLATEAUschen Experimenten, diese Gestalt bestimmen. Von diesem Standpunkte aus ist eine jede von der kugeligen abweichende Zellform das Resultat der Wechselwirkung der einerseits im flüssigen Protoplasma, andrerseits in den festen »Skelettelementen« wirksamen, molekularen Kräfte. Der Widerstand, welchen die letzteren den ersteren entgegensetzen, ist eben der eigentliche, die betreffende Form bestimmende Faktor. Zu dieser Überzeugung führen uns unter anderm die Beobachtungen an reifen Spermien bei Einwirkung der Plasmolyse, worunter wir die Veränderung der Zellform unter dem Einflusse verschiedener osmotischer Bedingungen zu verstehen haben (KOLTZOFF 1903, ANDREWS 1904[1]), ebenso wie das Studium der Entwicklung der Gestalt der Spermien unter normalen osmotischen Bedingungen.

Wenn wir die dem Ductus ejaculatorius von *Leander* entnommenen, dort in Form einer kompakten schleimigen Masse liegenden Spermien in Seewasser oder dem Serum des Tieres isolieren, so behalten dieselben bei der Beobachtung unter dem Mikroskop äußerst lange ihre äußere Gestalt unverändert bei, wenn man nur durch beständigen Zusatz von Flüssigkeit unter das Deckgläschen die Erhöhung der Konzentration durch Verdunstung verhindert. Ebenso unverändert bleiben sie auch bei Überführung in eine mit dem Wasser des Schwarzen Meeres ($\triangle = $ c. 1°) isosmotische (isotonische)

[1]) ANDREWS. Crayfish Spermatozoa. Anat. Anz. 1904. Bd. 25. . . . . »The form of the sperm at any stage seems dependent upon osmotic pressure« . . . .

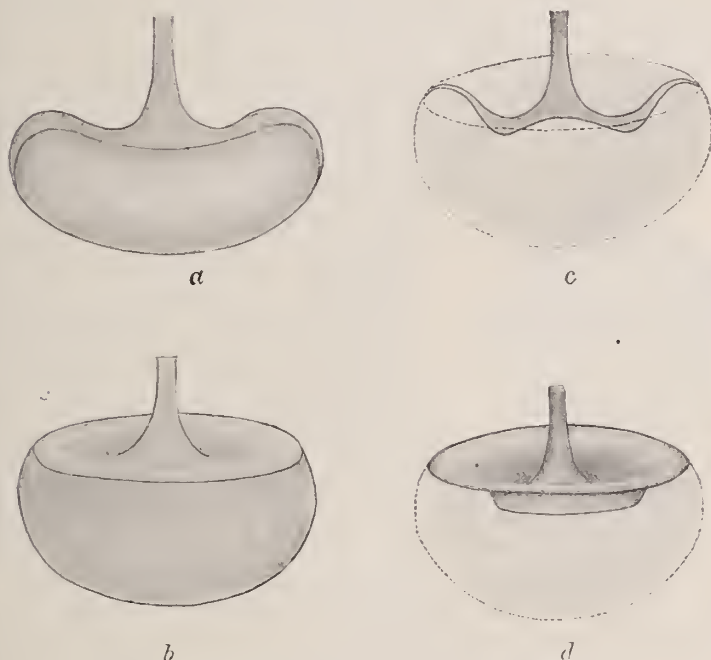
1,7 %ige NaCl-Lösung oder in eine 10,4 %ige Mannitlösung (beide Stoffe besitzen nicht die Fähigkeit, ins Innere der Zelle einzudringen). Doch genügt es, die Konzentration der Lösung durch Zusatz eines Tropfens destillierten Wassers unter das Deckgläschen herabzusetzen oder, was gleichbedeutend ist, die Spermien in eine hypotonische Lösung zu bringen, um in kurzer Zeit eine Formveränderung hervorzurufen, die anfangs hauptsächlich im Quellen des Kopfes zum Ausdruck kommt. Anfangs an seinem Vorderende mit einer flachen, schalenförmigen Mulde versehen, wölbt sich derselbe nach und nach vor und nimmt die Gestalt eines rundlichen, sich der Kugelform immer mehr nähernden Körpers an. Beim Quellen des Kopfes tritt die Form der Chitinkappe besonders deutlich hervor; nach Erreichen einer gewissen Grenze stülpt sich dieselbe aus und nimmt dabei die Gestalt eines Tellers oder einer Waschschüssel mit konvexem Boden an, von dessen Mitte aus sich der Schwanzstachel erhebt (Textfig. 11). Diese (schüsselförmige) Gestalt der Kappe tritt besonders deutlich bei Betrachtung des Spermiums in verschiedenen Stellungen zutage, wobei man sie durch vorsichtiges Aufrechterhalten einer Wasserströmung unter dem Deckglas zum Ausstülpen bringt. Überschreitet die erwähnte Quellung des Kopfes nicht eine gewisse Grenze (vgl. weiter unten), so läßt sich die ursprüngliche Gestalt der Spermien durch allmählichen Zusatz von Seewasser oder einer demselben isotonischen Lösung unter das Gläschen leicht wiederherstellen. Dabei büßt die Kappe nach und nach ihre schüsselförmige Gestalt ein und nimmt, sich wieder zurückstülpend, ihre natürliche Form an. Dies Experiment läßt sich an ein und denselben Zellen mehrmals mit gleichem Erfolge wiederholen. Doch gelingt es niemals, das Spermium in eine Kugel umzuwandeln: wenn wir durch ununterbrochene Verringerung der Konzentration des äußeren Mediums (also auch des derselben direkt proportionalen osmotischen Druckes) die weitere Quellung des Kopfes veranlassen, so kann der innere Turgor der Zelle nach Überschreiten einer gewissen Grenze ein so bedeutender werden, daß die Protoplasmamembran des Kopfes zum Platzen gebracht wird, wobei sich die Kappe ausstülpt, und es gelingt nun nicht mehr, durch die entgegengesetzte osmotische Methode ihre ursprüngliche Gestalt wiederherzustellen.

Eine solche Ausstülpung der Kappe findet auch in der größten Mehrzahl der Fälle bei Zerstörung des Kernes mit der denselben umhüllenden Membran oder aber der Membran allein durch längere Mazeration, Einwirkung gewisser Reagentien (z. B. des Pepsins,

vgl. Textfig. 4) usw. statt, so daß dieselbe als normaler Zustand angesehen werden muß, während der Zustand im unveränderten Spermium ein gezwungener, d. h. unter dem Einfluß einer entgegenwirkenden Kraft stehender genannt werden muß.

Die mechanische Bedeutung der geschilderten Erscheinungen ist folgende: Befinden sich die Spermien in einer dem Serum oder See-

Fig. 11.



Spermium von *Leander adspersus* in hypotonischer Mannitlösung.
In 10,1%iger Mannitlösung = dem Wasser des Schwarzen Meeres, die Spermien verändern ihre Gestalt nicht. Bei Zusatz von destiliertem Wasser unter das Deckgläschen tritt das übliche Ausquellen ein (*a*), wobei die Chitinkappe schüsselförmig (*b*, *c*, *d*) ausgestülpt wird. (*c* = dasselbe im opt. Durchschnitt). Seib. Imm. 1/12. Oc. 3. Vergr. c. 2000.

wasser isotonischen Lösung, so ist die Wechselwirkung des inneren osmotischen Druckes der Zelle und des äußeren osmotischen Druckes des Mediums infolge der Gleichheit derselben = 0[1]). Die Gestalt des Kopfes wird durch die Resultante der Oberflächenspannung der Protoplasmamembran, die den vorderen Teil des Spermiumkopfes

[1]) Beide Kräfte wirken in entgegengesetzter und zur Oberfläche normale Richtung.

überzieht, und der Elastizitätsenergie der Chitinkappe, zwei einander ungleicher und einander entgegengesetzt wirkender (vgl. weiter unten) Kräfte, bestimmt[1]). Bei Herabsetzung des osmotischen Druckes im äußeren Medium entwickelt sich in der Zelle ein innerer Turgor, d. h. ein Überschuß des inneren osmotischen Druckes im Vergleich zum äußeren. Im Bestreben, ein Gleichgewicht zwischen innerem und äußerem Druck zu schaffen, dringt das Wasser durch die semipermeable[2]) Membran hindurch in das Innere der Zelle ein, während die in letzterer in Lösung befindlichen Elemente nicht aus derselben austreten können. Als Folge davon tritt eine Quellung der Zelle (eine Volumenzunahme des Kopfes) ein. Durch die Vergrößerung des Krümmungsradius der Protoplasmamembran wird die Oberflächenspannung derselben herabgesetzt und der Chitinkappe gestatett, durch Befreiung der durch dieselbe gebundenen Elastizitätskraft (Elastizität, Dehnbarkeit) zu ihrem normalen Zustande zurückzukehren. Ich weise hier übrigens darauf hin, daß die Energie der Oberflächenspannung der Protoplasmamembran augenscheinlich eine bedeutend intensivere ist als die der Elastizität der Chitinkappe, widrigenfalls, d. h. bei einer Gleichheit beider wirkenden Kräfte, die Ausstülpung unmittelbar nach Herabsetzung des osmotischen Druckes im äußeren Medium, d. h. gleich nach Beginn des Experimentes, eintreten würde. Trotzdem findet, wie wir uns leicht davon überzeugen können, die Ausstülpung niemals sofort statt, sondern stets nach Verlauf einer gewissen Zeit, die zur Erreichung einer bestimmten Intensität des inneren Turgors erforderlich ist.

Fig. 12.



Wirkung einer dem Wasser des Schw. Meeres isosmotischen 3,4⁰/₀igen Harnstofflösung.
Seib. Imm. 1/12. Oc. 3. Tubusl. = 17. (Auf der Höhe des Fußes des Stativs.). Vergr. c. 2000.

In den *Leander*-Spermien ist nur die Vorderfläche des Kopfes von einer semipermeablen Protoplasmamembran überzogen; um die Kappe mit dem Schwanzstachel fehlt dieselbe, weshalb es auch, wie oben bereits darauf hingewiesen wurde, nicht möglich ist, das ganze Spermium zu zwingen, Kugelgestalt anzunehmen;

---

1) Der normale Zustand der Kappe ist, wie ich ja schon zu erwähnen Gelegenheit hatte, der ausgestülpte.

2) D. h. für Wasser und gewisse Stoffe zwar permeabel, impermeabel jedoch für die im Innern der Zelle in Lösung befindlichen Salze.

nur der Kopf ist quellungsfähig. Bei weiterer Erhöhung des inneren Turgors (z. B. bei Übertragung des Spermiums in destilliertes Wasser) findet häufig ein Platzen der Protoplasmamembran, das von der Ausstülpung der Kappe begleitet wird, statt, doch nimmt hier der Spermiumkopf schon nicht mehr seine ursprünglich abgeplattete Gestalt an, wie dies KOLTZOFF für die *Anodonta*-Spermien schildert[1]), und zwar dank dem Fehlen von Skelettstrukturen im Kopf (Kern) selbst.

Der Kern des Spermiums stellt, wie dies augenscheinlich in der größten Mehrzahl der Fälle der Fall ist, ein selbständiges osmotisches System dar, was sich unschwer mit Hilfe gewisser einfacher Methoden, die unter anderm auch die Protoplasmamembran des Kopfes deutlicher zutage treten lassen, nachweisen läßt. So kann man z. B. bei Anwendung von KOH-Lösungen (bis zu 10 %), die eine starke Quellung der ganzen Zelle veranlassen, häufig, besonders bei Beginn des Prozesses bemerken, daß, während sich zwischen Protoplasmamembran und Kern eine von Flüssigkeit angefüllte Vacuole bildet, der Kern selbst seine ursprüngliche Gestalt beibehält und Formveränderungen desselben nur nach Verlauf einer gewissen Zeit nach Beginn der Reaktion auftreten.

Fig .13.



Schwanzstachel der Spermien von *Crangon maculosus* nach längerem Aufenthalt in Seewasser.
SEIB. Imm. 1/12. Oc. 8. Tubusl. = 17. Vergr. c. 2000.

Wenn wir den der Formveränderung des Kernes vorhergehenden Moment glücklich abpassen und schnell die Lauge durch Zusatz eines Überschusses von schwacher (zirka 1 %iger) Essigsäure, die gleichzeitig auch den Zellinhalt fixiert, neutralisieren, so lassen sich, nach Anwendung der BIONDI-R. HEIDENHAINschen Färbung, äußerst überzeugende Bilder erzielen. Der Kern nimmt eine intensiv grüne, der Inhalt der Vacuole, dank der Anwesenheit der Produkte der beginnenden Zerstörung (Auflösung?) der Kernsubstanz, unter der Einwirkung der Lauge, eine blaßgrüne Färbung an, während die etwas angequollene Protoplasmembram rot tingiert wird. Noch überzeugendere Resultate ergibt die Anwendung von Lösungen solcher Stoffe, für die die äußere Protoplasmamembran zwar permeabel ist,

---

[1]) KOLTZOFF, N. Über das Skelett der tierischen Spermatozoen. Biol. Centralbl. Bd. XXVI. Nr. 23. 1906.

die jedoch bei längerer Einwirkung keine sichtbare (wie KOH) Zerstörung der Zelle veranlassen. Diese Stoffe sind: Glyzerin, Rohrzucker, Harnstoffe usw. Diese Stoffe dringen, selbst bei Anwendung isosmotischer Lösungen, nach und nach ins Innere der Zelle ein, im Bestreben, ein Gleichgewicht zwischen innerem und äußerem Druck herzustellen. Dann bildet der ganze ursprünglich vorhandene, durch die im Innern der Zelle in Lösung befindlichen Stoffe (dieselben können dank der für sie impermeablen Membran nicht aus der Zelle austreten) veranlaßte osmotische Druck den Überschuß des inneren über den äußeren Druck (den Turgor) und ruft ein Quellen des Spermiumkopfes hervor.

Besonders charakteristisch von dem unser Interesse in Anspruch nehmenden Standpunkt erscheint die Wirkung einer dem Wasser des Schwarzen Meeres isotonischen 3,4 %igen Harnstofflösung (Textfig. 12). Anfangs erleiden die Spermien eine gewisse Zeit lang keine bemerkbaren Veränderungen, doch nach und nach wird der innere Turgor, mit dem Eindringen des Salzes, immer mehr erhöht, während der äußere osmotische Druck derselbe bleibt, und die äußere Protoplasmamembran kugelförmig aufgebläht wird. Bei allzulanger Einwirkung der Lösung findet häufig ein Platzen der Membran statt. Der Kern bleibt dagegen für den Harnstoff nur äußerst schwer permeabel, wodurch lange Zeit über seine Form unverändert bleibt. Erst nach längerem Aufenthalt des Spermiums in der Lösung beginnen die Umrisse des Kernes sich nach und nach zu verändern, wobei er entweder an der inneren Fläche der Protoplasmamembran, die durch Quellen derselben gebildete Vacuole allmählich ausfüllend, zu verfließen beginnt oder eine mehr oder weniger unregelmäßige Gestalt annimmt. Ersetzen wir nun, wie im vorhergehenden Experiment, die Lösung durch schwache Essigsäure und wenden die Biondi-R. Heidenhainsche Färbung an, so wird sich der Kern des Kopfes stets grün tingieren, während die Vacuole und die Protoplasmamembran eine durchgehende Rosafärbung ohne jegliche Spur eines grünlichen Anfluges annehmen. Alle diese Experimente überzeugen uns davon, daß der Kern ein selbständiges osmotisches System bildet und möglicher Weise mit einer eigenen Membran versehen ist.

Die Wirkung hypertonischer Lösungen auf die Spermien ergab nicht die erwarteten Resultate in bezug auf die weitere Aufklärung ihrer Struktur, und zwar muß hauptsächlich die außerordentliche Dichtigkeit des Chitinstachels, der von dem festen Centralkörper völlig ausgefüllt wird, dafür verantwortlich gemacht werden. Die

üblichen Mazerationsmethoden täuschten gleichfalls meist alle Erwartungen. Nur bei *Crangon*, dessen Chitinhülle scheinbar überhaupt zarter ist, läßt sich nach längerer Einwirkung von Seewasser eine kaum merkliche Querstreifung (Spirale?) im Stachel erkennen (Textfig. 13), die auch, wenn auch nur schwach, an in Osmiumsäuredämpfen (OsO_4) fixierten und nach der RANVIERschen Methode mit Chlorgold-Ameisensäure (oder mit Zitronensaft und $AuCl_3$) bearbeiteten Trockenpräparaten von Spermien zutage tritt. Ich schreibe diese Streifung der chitinisierten Hülle des Stachels zu, keinesfalls aber dem Centralkörper, in welchem es mir selbst mit Hilfe der genauesten Methoden nicht gelang, irgend Spiralstrukturen oder eine Querstreifung, die ich mit solcher Deutlichkeit bei *Pagurus* auf den Präparaten N. KOLTZOFFs zu beobachten die Genugtuung hatte, hervorzurufen.

Alle oben angeführten Experimente mit der Formveränderung der Spermien in Abhängigkeit vom osmotischen Druck weisen auf das tatsächliche Vorhandensein eines der Formveränderung entgegenwirkenden festen Skelettes hin. Zur Erzielung einer solchen Formveränderung muß eine gewisse äußere Kraft in Tätigkeit treten. Die Rolle eines solchen festen Skelettes übernimmt in dem *Leander*-Spermium die Chitinkappe mit dem in ihrem Stachel eingeschlossenen Centralkörper. Alle übrigen Teile des Spermiums (außer den Mitochondralkörnern, die augenscheinlich bei Bildung der Fortsätze [Strahlen] bei *Pasipaea* die Rolle des Skeletts spielen), so der Kern und die semipermeable Membran, stellen flüssige Elemente vor, was sowohl ihr Verhalten während der Spermiogenese als auch die Formveränderung unter dem Einflusse verschiedener osmotischer Bedingungen und gewisser Reagentien zur Genüge beweist. Es schein mir hier am Platz, einige Tatsachen, die auf den flüssigen Aggregatzustand des Kernes im reifen Spermium hinweisen, zu erwähnen. Gelingt es durch gewisse mechanische Ursachen (z. B. durch Druck auf das Deckgläschen, Mazeration usw.), den Kern unversehrt von der Kappe zu befreien, so nimmt derselbe unverzüglich sphärische Gestalt an.

Unter dem Einfluß des die Protoplasmamembran zerstörendem Pepsins gewinnt der sich der Oberfläche der netzbaren Kappe anschmiegende Kern stets das Aussehen eines konkaven Meniskus (Textfig. 4). Verfolgen wir die Entwicklung des Spermiums, besonders an lebenden Zellen, oder das durch Einwirkung von Harnstoff hervorgerufene Verfließen des Kernes an der Oberfläche der Vacuole, können wir fast immer diese Erscheinung beobachten. Unter keinen Be-

dingungen konnte ich nur die geringsten Anzeichen des Vorhandenseins fester Strukturen im Kern gewahr werden, und nie traten Fälle ein, wo derselbe nicht alle eigentümlichen Merkmale eines flüssigen Tropfens offenbart hätte. Die Herstellung eines künstlichen Modells des Spermiums erscheint mir durchaus möglich, indem man einen Flüssigkeitstropfen einer aus genügend elastischem Material hergestellten und durch die betreffende Flüssigkeit benetzten Kappe von der nötigen Form adhäriert. Durch Vergrößern und Verkleinern des Tropfens lassen sich sämtliche, bei Anwendung der osmotischen Methode beobachteten Formveränderungen erzielen.

VI. Der Bau des Spermiums und der Befruchtungsprozeß.

Die letzte Aufgabe, die mir entgegentrat, war die Frage, auf welche Weise das Eindringen des Spermiums in das Ei während des Befruchtungsprozesses bei den Cariden stattfindet. Bekanntlich geht den Dekapodenspermien die aktive Bewegungsfähigkeit völlig ab. Die Beobachtungea früherer Autoren, z. B. Owsjannikows[1]), welcher das Einziehen der Fortsätze des Flußkrebsspermiums schildert, müssen durch irgend dem Autor entgangene osmotische Bedingungen erklärt werden, eine Voraussetzung, die ja auch zur Genüge durch die Beobachtungen Andrews[2]), der die Abhängigkeit der Form des Flußkrebsspermiums vom osmotischen Druck nachwies, bestätigt wird. Was die Beobachtungen Canos[3]), der nur einmal die dem Receptaculum seminis des Weibchens von *Dromia* entnommenen Spermien in lebhafter Bewegung sah, anbetrifft, so müssen letztere wohl nicht als aktive Bewegungen, sondern als durch die von Koltzoff beschriebene Explosion der chitinösen Schwanzkapsel hervorgerufene »Sprünge« gedeutet werden. So existieren denn in der Literatur bis jetzt keine genügend beweiskräftigen Hinweise auf eine aktive Bewegungsfähigkeit der Dekapodenspermien. Doch folgt hieraus, wie dies Koltzoff nachgewiesen hat, noch keineswegs die absolute Unbeweglichkeit derselben. Die morphologisch dem Schwanz der beweglichen flagellatenförmigen Spermien entsprechende Chitinkapsel stimmt gleich-

---

[1]) Owsjannikow, Ph. Über die Entwicklung und den Bau der Samenkörperchen der Fische. Mélanges biologiques tirés du Bull. de l'Acad. Imp. des Sciences de St. Pétersb. T. VI. Liv. 6. St. Pétersb. 1868. p. 785—789.

[2]) Andrews. Loc. cit.

[3]) Cano. Sviluppo dei Dromeidei. Mem. estr. dal. Vol. VI. Ser. 2a. No. 2 degli Atti della R. Ac. della Sc. fis. e mat. di Napoli 1893.

zeitig auch funktionell mit demselben überein, indem sie ein eigenartiges, nur ein einziges Mal im Leben des Spermiums, und zwar bei Berührung der Eioberfläche, funktionierendes Fortbewegungsorgan bildet. Durch Quellung eines besonderen (hygroskopischen?) in der Kapsel enthaltenen »Explosionsstoffes« findet unter gewissen, bei der Befruchtung eintretenden, physikalisch-mechanischen Bedingungen die »Explosion« statt, wobei die Kapsel, sich auf besondere Weise ausstülpend, dem Spermium eine schnelle, »springende« Bewegung verleiht, durch welche der Kern (Kopf) in das Ei hineinbefördert wird. Bei dieser Bewegung spielt augenscheinlich die frei werdende »Elastizitätsenergie« des distalen Centralkörpers, der bei der »Explosion« der Kapsel in Gestalt einer Spirale aufschnellt, keine unbedeutende Rolle. Es gelang KOLTZOFF, eine solche Ausstoßung der Kapsel auch auf künstlichem Wege, durch verschiedenartige mechanische Einflüsse, hervorzurufen.

In den Caridenspermien entspricht der Schwanzkapsel morphologisch die Chitinkappe mit ihrem Stachel. Doch stellt derselbe, wie oben erwähnt, ein einschichtiges, von der Substanz des distalen Centralkörpers vollständig ausgefülltes Gebilde dar und enthält keinerlei »Explosionsstoff«. Dank dem Fehlen irgend direkter Hinweise liegt keinerlei Grund für die Annahme vor, daß auch hier irgendeine der bei andern Dekapoden ähnliche, von einem »Sprunge« des ganzen Spermiums begleitete »Explosion« stattfinde. Leider ist es mir trotz aller angewandten Mühe nicht gelungen, genügend sichere Daten in bezug auf die Art und Weise des Eindringens des Spermiums in das Ei zu erlangen, und dies zwar hauptsächlich dank der Schwierigkeit, ich möchte sagen Unmöglichkeit, der direkten Beobachtung dieses Prozesses. Das Haupthindernis bildet hier die im Vergleich zum Spermium ungeheure Größe des Eies und die große Menge von in demselben abgelagertem, völlig undurchsichtigem Nahrungsdotter. Die Befruchtung ist bei den Cariden zweifellos eine äußere, da den Weibchen, ähnlich andern *Macrura*, sowohl ein Receptaculum seminis als auch ein Canalis vaginalis und den Männchen, wie CANO[1]) nachwies, entsprechend ein Penis fehlt. Die Spermien sind im Ductus ejaculatorius in einer gemeinsamen Schleimmasse eingebettet und treten zu weißlichen, wurstförmigen klebrigen Ge-

---

[1]) CANO. Morphologia dell' apparecchio sessuale feminale, glandole del comento e fecondazione nei Crostacei Decapodi. Mitt. aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. 9. Heft 4. 1891.

bilden, die EHRENBAUM[1] als eigenartige Spermatophoren beschrieb. verbunden aus. Diese Spermienmassen werden, nach CANOS Ansicht, den Seitenplatten des Telsons des Weibchens angeheftet und gelangen mit den Eiern in dem Moment in Berührung, wenn das Weibchen bei der Eiablage seinen Schwanz dem Abdomen nähert, wobei eine Art von Brutkammer zustandekommt.

In der Gefangenschaft gelang es mir kein einziges Mal, die Begattung der Krevetten zu beobachten. Nur ein einziges Mal glückte es mir, in einem der Aquarien der Biologischen Station zu Sebastopol einen dem von CANO beschriebenen ähnlichen Prozeß zu erblicken. Ich fand ein großes Weibchen von *Leander adspersus* unbeweglich, sich mit seinen vorderen Thorakalfüßen an einem Stein festhaltend, mit dem Abdomen genäherten Schwanz, sitzend. Am Telson waren irgend weißliche, äußerlich außerordentlich an den Samen erinnernde Gebilde befestigt. Die Eier waren in dem Moment schon abgelegt.

Ich versuchte, die künstliche Befruchtung herbeizuführen, indem ich den Samen von *Leander* mit Seewasser vermengte und hierauf mit reifen Eiern in Berührung brachte, um das Verhalten der Spermien bei schwacher Vergrößerung zu beobachten. Ebenso machte ich den Versuch, die Geschlechtsorgane eines geschlechtsreifen Weibchens in Seewasser zu verreiben und den Samen der erhaltenen Emulsion beizumengen. In den meisten Fällen erzielte ich die gleichen Resultate: in der Nähe der Eier fand ich neben unveränderten Spermien kernlose, ausgestülpte Kappen. Ich wage nicht die Behauptung aufzustellen, daß diese Kappen gerade den Spermien angehörten, deren Kerne in die Eier eingedrungen waren, doch halte ich diese Voraussetzung keineswegs für unwahrscheinlich. Augenscheinlich kommt im Prozeß des Eindringens des Spermiums in das Ei der Elastizitätsenergie der elastischen Kappe eine wesentliche Bedeutung zu. Es scheint mir durchaus wahrscheinlich, daß der Prozeß des Eindringens folgendermaßen verläuft:

Das Spermium schmiegt sich mit der konkaven Oberfläche seines Kopfes der Eioberfläche eng an (in den Fällen, wo wie bei *Pasiphaea* Halsfortsätze vorhanden sind, stülpt sich das Spermium auf dieselben). Hierauf wird, dank uns unbekannten, an der Eioberfläche im Befruchtungsmoment wirksamen Bedingungen, die Elastizitätsenergie der Chitinkappe ausgelöst. Letztere versetzt dem Kern des

[1] EHRENBAUM, ERNST. Zur Naturgeschichte von *Crangon vulgaris* Fabr. Berlin. W. Moeser, Hofbuchhandlung. 1890.

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 7.

Fig. 6.



Fig. 8.

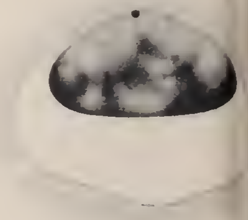


Fig. 12.

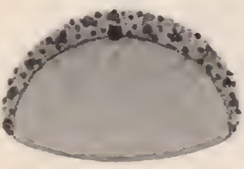


Fig. 13.



Fig. 14.

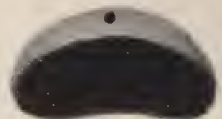


Fig. 18.

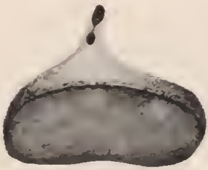


Fig. 19.



Fig. 20.



Th. Spitschakoff, del.

Verlag von W...

Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.

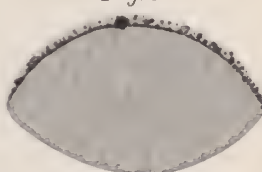


Fig. 16.



Fig. 17.

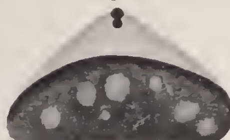


Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 24.



ann Leipzig.

Spermiums durch das plötzliche Ausstülpen einen Stoß, wodurch derselbe in das Ei hineinbefördert wird. Ob hierbei auch der ganze Hals des Spermiums mit seiner Chitinhülle in das Ei hineingestoßen wird, oder ob der Kern nur den proximalen Centralkörper nach sich zieht, diese Frage ist auf Grund allgemeiner Erwägungen natürlich schwer zu beantworten. Was den den distalen Centralkörper einschließenden Stachel anbetrifft, so nimmt derselbe am Befruchtungsprozeß wohl schwerlich direkten Anteil; möglicherweise beschränkt sich seine Bedeutung darauf, gleichzeitig mit der weißen klebrigen Masse zur Bildung der kompakten wurstförmigen Massen beizutragen.

Doch erfordern diese Erwägungen noch eingehendere Nachuntersuchungen.

Moskau, Oktober 1908.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Spermiohistogenese bei *Leander* (Syn. *Palaemon*) *adspersus* Rath.) *rectirostris* (Zadd.).

Fig. 1 u. 2. Teilung der Spermatocyten zweiter Ordnung in Spermatiden.

Fig. 3—10. Erste Phase der Spermiohistogenese: Vacuolisierung des Kernes und allmähliche »Verflüssigung« desselben. Verschwinden der Zellgrenzen und Auflösung des Protoplasmas.

Fig. 11—14. Zweite Phase: Herausdifferenzierung der Mitochondrien und Bildung der dreiteiligen Spermatide. Der Fig. 14 liegt ein Präparat mit wenig entfärbtem Kern zugrunde, wodurch die demselben anliegende Mitochondrienschicht kaum erkennbar ist. Die chitinogene Schicht mit dem in derselben enthaltenen Centralkörper tritt als helle Zone hervor.

Fig. 15—24. Dritte Phase: Entwicklung der Centralkörper und Ausbildung der Form des Spermiums. Fig. 15—17. Teilung des Centralkörpers in einen proximalen und einen distalen. Fig. 18—23. Anwachsen des distalen Centralkörpers, der die Masse der chitinogenen Schicht nach sich zieht. Fig. 24. Endstadium; beinahe reifes Spermium von *Leander*.

Der Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern.

Experimentelle Untersuchungen an Paramaecium caudatum.

Erster Teil.

Von

Dr. phil. **Herm. Rautmann.**

(Aus dem Zoologischen Institut München.)

Mit 18 Tabellen, 1 Kurve und 1 Textfigur.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern ist in der neuesten Zeit Gegenstand einer relativ sehr eingehenden und auch erfolgreichen wissenschaftlichen Bearbeitung gewesen.

R. Hertwig hat diese Verhältnisse des näheren an Protozoen, Boveri an Seeigeleiern und Gerassimow an Zellen von *Spirogyra* untersucht.

Auf Grund seiner ausgedehnten eigenen Beobachtungen sowie sich stützend auf die Arbeiten von Boveri und Gerassimow kam R. Hertwig bereits im Jahre 1903 zur Aufstellung seiner Theorie der Kernplasmarelation. Diese Theorie besagt, daß jeder Zelle normalerweise eine ganz bestimmte Korrelation von Plasma- und Kernmasse zukommt.

Wird diese Kernplasmarelation gestört, so treten funktionelle Änderungen des normalen Zellebens auf.

Kommt es zu einer größeren Verschiebung zugunsten des Kerns, zu einer echten Kernhypertrophie, so wird die Funktion der Zelle vermindert.

Bei Protozoen sinkt in diesem Falle die Teilungsrate bedeutend; es treten tiefe Depressionen auf (R. Hertwig).

Bei einer starken Verschiebung zu ungunsten des Kerns bei einer echten Kernhypertrophie sind die Verhältnisse noch nicht ganz klargelegt. Man kann im allgemeinen nur behaupten, daß bei Zellen mit relativ kleinen Kernen eine Steigerung fast aller Funktionen eintritt.

Auf Veranlassung von R. Hertwig wurden nun im hiesigen Zoologischen Institut im Laufe der letzten Jahre neue eingehende Untersuchungen über die Kernplasmarelation ausgeführt.

Unter andern untersuchte M. Popoff in einer vor kurzem erschienenen Arbeit[1]) die Veränderungen der Kernplasmarelation zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen und bei verschiedenen konstanten Temperaturen. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigten bereits den bedeutenden Einfluß, den die Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern ausübt.

Es war von Interesse, diesen Einfluß der Temperatur noch näher zu untersuchen.

---

[1] M. Popoff, Experim. Zellstudien, Arch. f. Zellforsch. Bd. I. 2. u. 3. Heft. 1908.

Herr Geheimer Hofrat Prof. Dr. R. Hertwig veranlaßte mich daher, eingehende und systematische Beobachtungen hierüber anzustellen. Ich versuchte nun, durch meine Untersuchungen zunächst folgende Frage zu lösen:

1. Verläuft das Steigen oder Sinken der Kernplasmarelation genau parallel zu dem Steigen oder Sinken der Temperatur?

Im unmittelbaren Anschluß hieran ergaben sich dann noch zwei weitere Fragen:

2. Läßt sich ein direkter Zusammenhang nachweisen zwischen dem Steigen und Sinken der Kernplasmarelation und der Erhöhung oder Herabsetzung der Teilungsrate?

3. Mit welcher Geschwindigkeit vermag die Zelle ihre Kernplasmarelation umzuregulieren?

Es ist vielleicht angebracht, zur Erläuterung dieser Fragen gleich noch einige nähere Erklärungen vorauszuschicken.

ad 1. Die Kernplasmarelation kann man ausdrücken durch den Quotienten von

$$\frac{\text{Volum des Kerns}}{\text{Volum des Protoplasmakörpers}}.$$

Da nun aber das Volum des Kerns stets kleiner ist als das »Volum des Protoplasmakörpers«, so wäre der Quotient kleiner als 1, mithin ein echter Bruch. Um dies zu vermeiden, nahm ich der Bequemlichkeit halber den reziproken Wert und bezeichne als Kernplasmarelation den Quotienten von

$$\frac{\text{Volum des Protoplasmakörpers}}{\text{Volum des Kerns}}.$$

Ein Steigen der Kernplasmarelation ist also identisch mit einer Verschiebung zuungunsten des Kerns und zugunsten des Protoplasmakörpers; beim Sinken ist das Entgegengesetzte der Fall. — Es liegt im Interesse der Untersuchung, möglichst viele verschiedene Temperaturen in Anwendung zu bringen. Als Untersuchungsobjekt ist daher ein Organismus zu wählen, dessen physiologische Temperaturgrenzen möglichst weit voneinander entfernt liegen.

ad 2. Unter Teilungsrate wird die Anzahl von Teilungen verstanden, die innerhalb eines als Einheit angenommenen Zeitraumes erfolgen. Als Einheit wurde bei den vorliegenden Untersuchungen ein Zeitraum von 24^h gewählt.

Untersuchung.

I. Untersuchungsmaterial.

Als Untersuchungsobjekt diente mir *Paramaecium caudatum*, ein Organismus, der sich wegen seiner großen Anpassungsfähigkeit an verschiedene Temperaturen, seiner regelmäßigen Körpergestalt und seiner hohen Vermehrungsintensität recht gut zu den Experimenten eignete.

Die physiologische Temperaturbreite läßt sich bei *Param c.* von 5° bis zu 35° C ausdehnen. Sogar eine Temperatur von 45° wird noch ertragen, wenn auch nur für kurze Zeit; hierauf machte SCHÜRMAYER[1]) bereits aufmerksam.

Eine Schwierigkeit schienen allerdings die Kerne von *Param. c.* zu bieten; denn im allgemeinen zeigen diese keine besonders regelmäßige Gestalt. Indessen ließ sich diese Schwierigkeit dadurch umgehen, daß zur Bestimmung der Kernplasmarelation nur die Teilungsgrößen (siehe unten) verwandt wurden. Außerdem wird die Kerngestalt von den Züchtungsverhältnissen beeinflußt. Bei exakter Kulturführung und günstigen äußeren Lebensbedingungen behalten auch die Kerne von *Param. c.* eine recht brauchbare, regelmäßige Form.

II. Methodik der Untersuchung.

a) Allgemeine Versuchsanordnung.

Im folgenden habe ich zwischen exogenen und endogenen Versuchsfaktoren unterschieden.

Unter exogenen Versuchsfaktoren fasse ich alle diejenigen chemischen und physikalischen Einflüsse zusammen, die in der Nahrungszufuhr, der Temperatur und der Belichtung bestehn.

Unter endogenen Versuchsfaktoren begreife ich alle diejenigen Erscheinungen, die in ihrer Gesamtheit als funktioneller Zustand des Organismus bezeichnet werden.

1. Exogene Versuchsfaktoren.

α) Die Nahrungszufuhr.

Die gewöhnliche Nahrung von *Param. c.* besteht aus Bakterien. Da die Paramaecien in faulenden Flüssigkeiten aufzutreten pflegen,

---

[1]) C. SCHÜRMAYER, Über d. Einfluß äußerer Agentien a. einzell. Wesen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24. 1889.

so lag es nahe, für eine Doppelreinkultur von *Param. c.* eine Bakterienart zu wählen, welche in allen Faulflüssigkeiten vorkommt, an die also *Paramaecium* bereits gewöhnt ist.

Ich wählte eine Proteusart, und zwar verwandte ich von den von HAUSER ursprünglich aufgestellten Spezies der Proteusgruppe *Proteus mirabilis*, da mir diese Art zufällig zuerst zur Verfügung stand[1]).

Um nun stets reichlich Bakterien vorrätig zu haben, legte ich mir Kartoffelreinkulturen von *Proteus m.* an.

Zu diesem Zwecke wurden gute Salatkartoffeln geschält, abgespült, in Scheiben geschnitten und, nachdem sie gründlich mit Wasser angefeuchtet waren, in gläserne Doppelschalen hineingelegt. Die Schalen (sog. Esmarchschalen) hatten einen Durchmesser von etwa 7 cm und eine Höhe von etwa 3 cm. Auf dem Boden der unteren Schale befand sich ein der Form des Gefäßes angepaßtes kreisrundes Stück Fließpapier, das, mit Wasser angefeuchtet, die Luft stets mit Wasserdampf gesättigt erhielt. Zur Sterilisation wurden die Doppelschalen, bevor die Kartoffelscheiben hineingelegt wurden, etwa $^1/_2$ Stunde im Dampftopf erhitzt.

Waren die Schalen mit den Kartoffelscheiben beschickt, so wurden sie mit denselben an drei aufeinanderfolgenden Tagen wiederum der feuchten Hitze ausgesetzt, und zwar am ersten Tage etwa $^1/_2$ Stunde, an den beiden folgenden Tagen je 15 Minuten.

Die so präparierten Kartoffeln impfte ich unter den üblichen bakteriologischen Kautelen mit Reinkulturen von *Proteus m.* Ich verwandte hierzu Bouillonreinkulturen. (Auch erscheinen Kulturen auf *Agar-Agar* zu diesem Zwecke geeignet. Man muß sich dann nur von diesen *Agar*-Kulturen erst in sterilem Wasser eine Proteusaufschwemmung herstellen und diese dann möglichst gleichmäßig über die Kartoffelscheiben ausgießen.) In 6—10 Tagen nach der Impfung kann man auf den Kartoffeln bereits einen schmutzig-weißen, rahmartigen Überzug von *Proteus m.* erhalten. Voraussetzung ist hierbei, daß die Kulturen in einer Temperatur von 20—30° gehalten werden, da diese Temperatur für das Wachstum der Proteusbakterien am günstigsten ist. Hat der aus *Proteus* bestehende rahmartige Überzug auf den Kartoffeln eine gewisse gleichmäßige Dicke erreicht, so sind die Kulturen zur Verwendung bereit.

---

[1]) Die Bouillonreinkulturen von *Proteus m.* verdankte ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. MANGER aus dem Kgl. Hygienischen Institut zu München.

Um nun aber nicht nur über die Qualität, sondern auch über die Quantität der verwendeten Nahrung stets genau orientiert zu sein, stellte ich mir des weiteren von diesen Reinkulturen von *Proteus m.* eine Aufschwemmung von ganz bestimmtem Bakteriengehalt her.

Als Flüssigkeit verwandte ich hierbei durch Abkochen sterilisiertes Leitungswasser[1]).

Zur Abmessung der Bakterienmenge ließ ich mir kleine Standgläschen mit ebenem Boden von genau $^1/_4$ ccm Inhalt anfertigen. In diese sterilisierten Gläschen füllte ich mit einer Platinöse von der rahmartigen Bakterienmasse genau soviel ein, als hineinging. Es ist bei der Entnahme der Bakterien von der Oberfläche der Kartoffelkulturen natürlich darauf zu achten, daß man sich stets nur in der Bakterienmasse hält, was ja bei genügender Dicke des Überzuges durchaus keine Schwierigkeiten macht. Ferner ist bei der Füllung der Gläschen darauf zu achten, daß sich keine Luftblasen darin bilden.

Wird dies alles sorgfältig ausgeführt, so läßt sich mit dieser Methode der Abmessung einer Bakterienmenge eine für die vorliegenden Versuche hinreichende Genauigkeit erzielen.

Die Konsistenz der Bakterienmasse bleibt sich im großen und ganzen ja immer gleich, da die Luft in den Doppelschalen stets mit Wasserdampf gleichmäßig gesättigt ist.

War auf diese Weise $^1/_4$ ccm abgemessen, so wurde mit der Platinöse nach und nach der ganze Inhalt des Gläschens wieder herausgeholt und zwischen zwei sterilisierten Objektträgern mit dem sterilen Wasser zu einer homogenen Aufschwemmung verrieben. Der an den Wänden des kleinen Meßgefäßes noch haftende Rückstand wurde quantitativ ausgespült und ebenfalls gleichmäßig aufgeschwemmt.

Da ich im ganzen immer 50 ccm Wasser verwandte, so erhielt ich eine $^1/_2$%ige Reinkulturaufschwemmung von *Proteus m.* Diese Kulturflüssigkeit wurde bis zum Gebrauch in sterilen Reagenzgläsern, die mit einem Wattebausch verschlossen waren, aufbewahrt. — Ein

---

[1]) Das Münchner Leitungswasser ist sehr kalkreich. Beim Kochen fällt daher das Bicarbonat als Carbonat in großer Menge aus und man erhält eine trübe, mit einem Häutchen bedeckte Flüssigkeit. Ich filtrierte deshalb das abgekochte Wasser erst noch einmal und erhitzte das klare Filtrat auf etwa 10 Minuten erneut zum Sieden.

Es ist nicht nötig, das durch das Abkochen luftfrei gewordene Wasser, z. B. durch längeres Schütteln, wieder lufthaltig zu machen, da sowohl *Paramaecium* wie *Proteus* fakultativ anaerobe Organismen sind.

weiteres unbedingtes Erfordernis für eine Doppelreinkultur war nun aber, daß mit den Paramaecien selbst keine andern Organismen in die Kulturflüssigkeit hineingetragen wurden.

Um diese Forderung zu erfüllen, ging ich folgendermaßen vor:

Als Ausgangsmaterial für eine Kultur diente mir immer nur ein Tier[1].

Das isolierte Tier wurde in ein steriles Uhrschälchen[2] mit sterilem Wasser gesetzt, hierin zunächst etwa 5 Minuten belassen und dann in ein neues »Bad« von sterilem Wasser übergeführt. Diese Prozedur wiederholte ich mindestens 3—4 mal in der gleichen Weise. Die Übertragung des Tieres von einem Uhrschälchen ins andre geschah natürlich mit steriler Pipette. Da die Paramaecien in einem Wasser, das keine festen Partikelchen enthält, fast fortwährend hastig herumschwimmen und dabei selbstverständlich ihre Cilien lebhaft bewegen, so dürfte es andern Organismen schwer werden, längere Zeit am Körper eines derart behandelten *Paramaeciums* haften zu bleiben. In der Tat ließen sich mit dieser Methode der »Sterilisation« recht gute Resultate erzielen.

Wenn nun aber auch in Paramaecienkulturen, welche auf diese Weise angelegt werden, im allgemeinen keine andern Organismen außer der einen als Nahrung verwendeten Bakterienart mehr vorhanden sind, so ist es doch oft unvermeidlich, daß durch das Öffnen, Nachsehen usw. der Kulturen mit der Zeit andre Organismen (namentlich Bakterien und in der Luft vorhandene Sporen von kleinen Flagellaten) neuerdings hineingeraten und dort günstige Entwicklungsbedingungen finden.

---

[1] Da die Brauchbarkeit des Tiermaterials je nach der Herkunft in weiten Grenzen zu schwanken pflegt, so empfiehlt es sich, im Anfang eine möglichst große Zahl solcher als Ausgang dienender Kulturen mit je einem Tier anzusetzen. Man kann sich dann für die Versuche die geeignetste Kultur auswählen.

Da Tiere verschiedener Herkunft sich außerdem immer erst an die neue Nahrung gewöhnen müssen, so empfiehlt sich folgende Methode: Paramaecien verschiedener Herkunft werden nur einigermaßen von andern Organismen gereinigt und dann zusammen in einem Uhrschälchen in einer Aufschwemmung von *Proteus m.* gezüchtet. Zeigen sie eine gute Vermehrung, so werden einzelne Tiere von ihnen isoliert und, wie oben beschrieben, weiterkultiviert.

[2] Die Uhrschälchen und sonstigen zur Verwendung gelangenden Glasgefäße sterilisierte ich durch Einlegen in siedendes Wasser; die Pipetten wurden durch mehrmaliges Einsaugen und Ausstoßen von kochendem Wasser sterilisiert; in dem Reagenzgläschen erhitzte ich eine kleine Quantität Wasser für einige Minuten zum Sieden.

Um daher die Doppelreinkultur stets in hinreichendem Grade erhalten zu können, ist es notwendig, in kurzen Zwischenräumen eine gründliche Reinigung der Kultur vorzunehmen.

Eine solche, womöglich täglich vorzunehmende Reinigung einer größeren Paramaecienkultur erscheint außerdem zur Entfernung der Stoffwechselprodukte nötig. — Die Reinigung der Kulturen nahm ich in der Weise vor, daß die Tiere unter Mitnahme von möglichst wenig alter Kulturflüssigkeit in ein andres Uhrschälchen, das mit sterilem Wasser angefüllt war, übertragen wurden. Hier wirbelte ich sie mit der Pipette tüchtig durch. Nach einigen Minuten sammeln sich dann die Paramaecien in der Regel am Rande des Gefäßes in hinreichender Dichte an, so daß man sie gleich in größerer Menge, ohne viel von dem »Badewasser« mitnehmen zu müssen, wieder in neue Kulturflüssigkeit überführen kann.

Schließlich seien hier noch einige Worte über die Art der Gefäße hinzugefügt, in denen die Kulturen gezüchtet wurden. Ich benutzte als Kulturgefäße Uhrschälchen mit ebenem Boden von 7 cm Durchmesser und 1 cm Tiefe (etwa 10 ccm Fassungsvermögen), die mit breiten Rändern aufeinandergeschliffen waren. Züchtet man bei höheren Temperaturen, so ist es angebracht, die Ränder noch mit Vaseline einzureiben und so die Verdunstung zu verhindern.

β) Die Temperatur.

Die physiologischen Temperaturgrenzen sind bei *Paramaecium*, wie bereits angeführt, nach unten etwa 5° C, nach oben etwa 35°. Innerhalb dieser Temperaturgrenzen lassen sich Paramaecienkulturen recht gut führen.

Will man möglichst homogenes Tiermaterial erhalten, so ist es angebracht, bei konstanter Temperatur zu züchten. Jedenfalls ist ein starker Temperatursturz zu vermeiden.

γ) Die Belichtung.

Als Belichtung erscheint diffuses Tageslicht am geeignetsten. Vor direktem Sonnenlicht sind die Kulturen wegen der stets damit verbundenen plötzlichen Temperatursteigerung sorgfältig zu bewahren. Im übrigen scheinen aber die Paramaecien sich gegen Lichteinflüsse ziemlich indifferent zu verhalten.

2. Endogene Versuchsfaktoren.

Der funktionelle Zustand der Kultur; seine Bestimmung durch die Teilungsrate.

Um den Einfluß eines bestimmten Faktors auf ein Untersuchungsobjekt experimentell festzustellen, ist es notwendig, alle andern in Betracht kommenden Faktoren zu kennen.

Beim physiologischen Experiment ist es daher auch nötig, über den funktionelien Zustand des Organismus orientiert zu sein.

Bei Protozoen haben wir in der Bestimmung der Teilungsraten offenbar ein Mittel in der Hand, welches uns über den funktionellen Zustand des einzelligen Organismus bis zu einem gewissen Grade Aufschluß zu geben vermag. Die Teilungsrate ist ja nicht nur eine Funktion der gerade stattfindenden Ernährung, Temperatur und Belichtung, sondern es kommen in ihr auch alle diejenigen früheren Einflüsse zur Geltung, welche zusammen mit den gegenwärtigen Lebensbedingungen den funktionellen Zustand des Organismus bedingen.

Um daher über den Zustand des verwendeten Tiermaterials orientiert zu sein, bestimmte ich am Anfang eines jeden Versuchs die Teilungsrate der in Betracht kommenden Kultur.

Die Bestimmung der Teilungsrate nahm ich in der Weise vor, daß ich eine größere Anzahl eben aus einer Teilung hervorgegangener Tiere (siehe das Nähere hierüber unter »Teilungsgröße«) aus der betreffenden Kultur isolierte, bei einer bestimmten konstanten Temperatur getrennt weiterzüchtete und den Zeitpunkt der nächsten feststellte.

Die Ernährung der so isolierten Tiere wurde so eingerichtet, daß ich bei allen Bestimmungen stets die gleiche Quantität[1]) der in ihrem Bakteriengehalte bekannten Nährflüssigkeit verwendete, und zwar wählte ich eine Quantität, die reichlich bemessen war. In der Regel benutzte ich zur Bestimmung der Teilungsrate etwa fünf Paar Tiere, die gerade aus einer Teilung hervorgegangen waren. Um den Zeitpunkt der nächsten Teilung genau abpassen zu können, nahm ich Tiere von verschiedenem Teilungsrhythmus, d. h. solche, deren

---

[1] Die Quantität der Nahrung kann übrigens in ziemlich weiten Grenzen schwanken, ohne daß sich ein Einfluß auf die Teilungsrate bemerkbar machte. So blieb die Teilungsrate genau dieselbe. als ich in Parallelkulturen nebeneinander für die einzelnen Tiere eine 8%. 4%. 2%, 1%. $1/2$%, $1/4$%, $1/8$%, $1/16$%, $1/32$% *Proteus*-Aufschwemmung verwandte.

letzte Teilung z. B. $^1/_4{}^h$, $^1/_2{}^h$, 1^h usw. später als die der andern Tiere erfolgt war. Auf diese Weise war ich sicher, wenn ich den genauen Zeitpunkt der nächsten Teilung der ersten Tiere verfehlte, wenigstens den Eintritt der Teilung bei den andern Tieren genau zu beobachten.

---

b) Spezielle Versuchsanordnung.

1. Anlage und spezielle Führung der Versuchskulturen.

Bei physiologischen Experimenten mit Protozoenkulturen ist es natürlich von der größten Wichtigkeit, mit einem möglichst homogenen Tiermaterial zu arbeiten. Man hat im wesentlichen zwei Mittel in der Hand, um dies zu erreichen, und zwar

1. durch einen möglichst nahen Verwandtschaftsgrad der Kulturindividuen;

2. durch dauernde Aufrechterhaltung konstanter günstiger Kulturbedingungen.

ad 1. Um einen möglichst nahen Verwandtschaftsgrad der einzelnen Tiere zu erhalten, ist natürlich der Weg angezeigt, für eine Kultur und des weiteren für alle Kulturen einer Versuchsreihe nur die Deszendenz eines Tieres zu verwenden. Außerdem ist es angebracht, die Kultur von der Nachkommenschaft eines Tieres immer erst kurz vor Beginn der Versuche anzulegen.

ad 2. Wie sich konstante Kulturbedingungen bei Paramaecienkulturen im allgemeinen aufrechterhalten lassen, habe ich bereits im vorhergehenden Abschnitt zu zeigen versucht.

Es seien hier nur noch einige spezielle Bemerkungen hinzugefügt, die sich auf die Art der Kulturführung zur Bestimmung der Kernplasmarelation bei verschiedenen Temperaturen beziehen.

Da zur Feststellung der Kernplasmarelation nur die Teilungsgrößen von Kern und Protoplasma (siehe unten) benutzt wurden, so war es angebracht, um die zu diesem Zwecke aus der Kultur zu isolierenden Tiere, die gerade in Teilung begriffen waren, leicht mit der Lupe herausfinden zu können, eine nicht zu starke Bakterienaufschwemmung als Kulturflüssigkeit zu verwenden.

Anderseits mußte aber auch stets eine reichliche Nahrungsmenge vorhanden sein.

Als Mindestmaß von Nahrung wurde nun für eine jede Kultur an einer Bakterienmenge festgehalten, welche bei normaler Assimi-

lationstätigkeit der sich davon ernährenden Paramaecien eben hinreichend war, um noch nach 24 Stunden eine schwache, aber deutliche Trübung der Kulturflüssigkeit zu verursachen[1]. Die ungefähre Größe der Versuchskulturen wählte ich so, daß eine etwa $^1/_8$ %ige Proteusaufschwemmung (der Prozentgehalt berechnet zusammen mit dem reinen Wasser, in dem die Paramaecien in die Kulturflüssigkeit gesetzt wurden) dieser Forderung genügte. Schließlich war bei der Reinigung der bei verschiedenen Temperaturen gezüchteten Kulturen zu berücksichtigen, daß mit höherer Temperatur innerhalb der physiologischen Temperaturbreite die Energie des Stoffwechsels eines Organismus steigt.

Die Reinigung der in der Wärme gezüchteten Kulturen mußte also öfter vorgenommen werden als die der Kältekulturen.

Außerdem war bei der größeren Vermehrungsintensität der Wärmekulturen eine öftere Reduktion der Tierzahl angezeigt.

2. Art der Zusammenstellung der Temperaturen.

Bei der Zusammenstellung der Temperaturen zu einer zusammenhängenden Versuchsreihe war vor allem zu berücksichtigen, daß die Kulturen keinem zu starken plötzlichen Temperaturwechsel unterworfen werden durften. Der größte Temperaturintervall, dem die Kulturen ausgesetzt wurden, betrug deshalb nicht mehr als 5° C. Es ergab sich so folgende Anordnung der Temperaturen, die das nachstehende Schema veranschaulichen möge:



Bei der Ausführung der Versuche war dann noch ein weiteres wichtiges Moment zu beachten. Nach den Untersuchungen R. Hert-

[1] Es lassen sich auf diese Weise natürlich auch ganz gut Schlüsse auf die Stärke der Assimilationstätigkeit der Kultur machen.

[2] Die Ausgangskultur wurde, um die Zeitdauer der Einwirkung der angewendeten Temperaturen genau feststellen zu können, bei 25° gezüchtet.

[3] Die Temperaturen 30°, 35°, 5° konnten in diesem Teile der Arbeit noch nicht vollständig untersucht werden. Es bleibt ihre Untersuchung daher dem zweiten Teile der Arbeit vorbehalten, welche außerdem auch eine Wiederholung der Versuche bei den Temperaturen 25°, 20°, 15°, 10° bringen wird.

wigs, Calkins, Popoffs u. a. erfährt der funktionelle Zustand einer Protozoenkultur im Laufe der Zeit trotz gleichbleibender günstiger äußerer Kulturbedingungen aus inneren Ursachen eine Veränderung, die besonders in einer »funktionellen Hypertrophie« des Kernapparates (R. Hertwig) zum Ausdruck kommt. Außerdem treten bei längerer Züchtung einer Paramaecienkultur auch bei konstanter Temperatur und im übrigen konstanten Züchtungsverhältnissen außerordentlich differente Größenvarietäten in dem Tiermaterial auf[1].

Will man daher für eine Reihe von experimentellen Beobachtungen über die Kernplasmarelation bei einer Protozoenkultur, die man der Natur der Sache nach nicht alle zu gleicher Zeit machen kann, sicher vergleichbare Ergebnisse erhalten, so müssen die Versuche auf einen möglichst kleinen Zeitraum zusammengedrängt werden.

Es war deshalb die Bestimmung der Kernplasmarelation bei den verschiedenen Temperaturen möglichst schnell hintereinander vorzunehmen.

Anderseits mußten aber die Kulturen bei den einzelnen Temperaturen auch erst eine gewisse Zeit gezüchtet sein, bevor die Beobachtungen angestellt werden konnten. Aus den Untersuchungen, welche bereits Popoff[2] an *Frontonia leucas* und *Stylonychia mytilus* ausführte, ergibt sich nun, daß die Zeit, die erforderlich ist, um eine einmalige Teilung der Infusorien bei einer bestimmten Temperatur zu erzielen, vollkommen hinreichend ist, um die Kernplasmarelation auf den für die betreffende Temperatur spezifischen Wert umzuregulieren, daß also keine »Nachwirkung« der Temperatur bei der Zellteilung vorhanden ist. Demzufolge müssen also die Kulturen bei einer bestimmten Temperatur nur während einer Zeit gezüchtet sein, welche der Zeitdauer zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen bei der betreffenden Temperatur entspricht. Beträgt z. B. die Teilungsgeschwindigkeit der Kultur bei 25° 8 Stunden, so kann die Bestimmung der Kernplasmarelation bereits 8 Stunden nach dem Einsetzen der Kultur in den auf 25° eingestellten Thermostaten vorgenommen werden.

Um dies nachzuprüfen, verwandte ich nun bei einigen Versuchen möglichst genau den Zeitraum zwischen zwei aufeinanderfolgenden

---

[1]) Auf diesen Punkt macht auch M. Popoff anläßlich seiner Untersuchungen an *Frontonia leucas* aufmerksam.

[2]) M. Popoff. Experim. Zellstudien. S. 306.

Teilungen bei der betreffenden Temperatur. Ich stellte z. B. die Kernplasmarelation bei 25° bereits 9^h nach dem Einsetzen der Kultur in den Thermostaten von 25° fest. Daß sich hierbei nun die bisherigen Feststellungen von Popoff an andern Infusorien auch bei *Paramaecium c.* bestätigten, geht aus den im letzten Teile dieser Arbeit mitgeteilten Ergebnissen der Versuche deutlich hervor.

Die Ausführung der Bestimmung der Teilungsrate wurde immer erst kurze Zeit vor oder womöglich gleichzeitig mit der Bestimmung der Kernplasmarelation vorgenommen, so daß ich damit ebenfalls genau aufeinander beziehbare Resultate der Teilungsrate und der Kernplasmarelation erhielt.

3. Die Bestimmung der Kernplasmarelation.

α) Die Teilungsgröße.

Um für die Kernplasmarelation der einzelnen Tiere sicher vergleichbare Werte zu bekommen, war es notwendig, zu ihrer Bestimmung nur solche Tiere zu verwenden, welche sich auf einander korrespondierenden Entwicklungsstadien befanden. Es wurden deshalb zur Feststellung der Kernplasmarelation nur die Teilungsgrößen herangezogen, d. h. solche Tiere, welche eben aus einer Teilung hervorgegangen waren. Zu diesem Zwecke wurden aus der betreffenden Kultur unter der Lupe oder unter dem Mikroskop, bei schwacher Vergrößerung, mit einer sehr feinen Kapillarpipette solche Tiere herausgefangen, welche im Begriff standen, sich zu teilen[1]. Diese an der mittleren Einschnürung des Körpers kenntlichen Tiere wurden dann in einem Uhrschälchen mit reinem Wasser, das dieselbe Temperatur wie die Stammkultur hatte, isoliert und der Zeitpunkt abgewartet, an dem die Teilung eintrat. Die beiden Tochtertiere wurden sofort nach ihrer Trennung abgetötet und in geeigneter Weise weiterpräpariert.

β) Die Präparation des Tiermaterials. Fixierung, Färbung, Differenzierung und Aufbewahrung.

Da es bis jetzt nicht gelungen ist, eine Methode ausfindig zu machen, welche die Bestimmung der Kernplasmarelation an lebenden

[1] Es gelang mir in einigen Fällen infolge dauernder gleichmäßiger Teilung der meisten Tiere, einen sehr schönen Teilungsrhythmus in meinen Paramaecienkulturen zu erzielen, d. h. ich fand dann zu bestimmten Zeiten gleichzeitig eine große Anzahl von Tieren in Teilung. Ein solcher bestimmter Teilungsrhythmus erleichtert natürlich sehr die Versuche.

Zellen ermöglichte (es wäre hierzu wohl nur noch eine optische Differenzierung der Kernsubstanz von Protoplasma notwendig)[1], so mußte das Tiermaterial erst durch die Einwirkung chemischer Agentien in einen für die Messung geeigneten Zustand übergeführt werden.

Die durch die Fixierung, Färbung, Differenzierung und Aufbewahrung bedingten chemischen und physikalischen Einwirkungen geben aber zu einer Anzahl von Veränderungen an den Objekten Anlaß, deren Natur offenbar berücksichtigt werden mußte, wenn nicht eine Reihe von Fehlerquellen daraus entstehen sollte. In Betracht kommen allerdings wesentlich nur die Größenveränderungen, da die Objekte ja nur nach dieser Richtung Gegenstand der Untersuchung waren.

Um nun über die mit der Präparation verknüpften Veränderungen des Untersuchungsmaterials orientiert zu sein, stellte ich den Einfluß der zur Anwendung gelangten chemischen Agentien auf das Volum des Protoplasmakörpers durch Messung fest[2].

Die Einwirkung folgender Flüssigkeiten wurde zu diesem Zwecke untersucht.

1. Konz. (kaltgesättigte) wässrige Pikrinsäurelös. + 2 % Eisessig.
2. Alkohol 70 %.
3. Boraxkarmin (Grenacher) (Karmin: 2—3 gr, Borax: 4 gr, Alkoh. 70 %: 100 ccm, Aq. dest.: 100 ccm).
4. Salzs. Alkohol (70 % Alkohol + 1½ % konz. HCl).
5. Alkohol 94 % und Alkohol absol.
6. Nelkenöl + Alkohol absol. 1:1.
7. Reinstes Nelkenöl.

Die Tiere wurden auf die im folgenden Abschnitt beschriebene Weise bei starker Vergrößerung (etwa 450) in der jeweils in Betracht kommenden Flüssigkeit auf dem Objektträger (siehe unten) gemessen.

---

[1] Die Kerne von *Paramaecium c.* sind allerdings auch am lebenden Tiere sichtbar, wie ich mich bei der Untersuchung im hängenden Gelatinetropfen (s. u.) überzeugen konnte. Indessen sind die Konturen des Kerns nicht scharf genug, um eine exakte Messung zu ermöglichen. Sonst ließe sich die Ausmessung der Kerndimensionen bei den durch Gelatinelösung in ihren Bewegungen gehemmten Tieren ganz gut ausführen.

[2] Es war mir bei diesen Messungen zunächst nur darum zu tun, eine allgemeine Orientierung über die Wirkung der verwandten chemischen Agentien zu erhalten. Zum genauen Studium dieser Verhältnisse dürfte eine weit größere Anzahl von Messungen nötig sein. Auch müßten dann die Veränderungen, welche die Größe des Kerns erleidet, soweit als möglich berücksichtigt werden.

Was die Messung des lebenden Tieres anbetrifft, so nahm ich diese nach folgender Methode vor: Das zu untersuchende Tier wurde zunächst auf 10^{m}[1]) in eine $2\frac{1}{2}\%$ige wässrige Ätherlösung gebracht und dadurch seine Bewegungsfähigkeit etwas herabgesetzt. Dann übertrug ich das Tier in einem möglichst kleinen Wassertropfen mittels einer Kapillarpipette auf ein von einer Cornetklammer gehaltenes Deckgläschen, auf dem bereits vorher mit 15%iger Gelatinelösung[2]) ein flacher Ring gezogen war. Innerhalb dieses Ringes wurde der Tropfen mit dem Tier ausgebreitet und das etwa zu reichlich mitgenommene Wasser mit Fließpapier abgesaugt. Zu dem Wassertropfen wurde dann eine kleine Quantität der durch kurzes Erwärmen eben flüssig gemachten 15%igen Gelatinelösung vorsichtig zugesetzt. Die 15%ige Gelatinelösung erstarrt in sehr kurzer Zeit, und die Bewegungsfähigkeit des durch die Einwirkung des Äthers schon schwach narkotisierten Tieres ist damit meistenteils auf eine langsame Rotation um die Längsachse des Körpers reduziert. Diese Rotation ist natürlich für die Messung von Breite und Dicke sehr günstig. Das so fixierte Tier wurde nun über einem hohlgeschliffenen Objektträger wie in einem hängenden Tropfen untersucht[3]). Nach der Messung löste ich den Gelatinetropfen in lauwarmem Wasser auf und setzte dadurch das Tier wieder in Freiheit.

In nebenstehender Tabelle sind die Resultate der Messungen verzeichnet. Es geht daraus hervor, daß es von großer Wichtigkeit ist, für alle Tiere genau die gleiche Zeitdauer der Einwirkung der verschiedenen chemischen Agentien einzuhalten. Besonders wichtig erscheint dies für die Pikrin-Essigsäure (vgl. in den Tab. 2, 3, 4, 5), ferner für den 70%ige Alkohol (vgl. in den Tab. 6, 7), sodann ebenfalls für den salzs. Alkohol (vgl. in den Tab. 8, 9). In Nelkenöl + Alkohol absol. macht sich innerhalb der ersten 24^{h} noch eine Schrumpfung bemerkbar. In Nelkenöl (reinst.) verändert sich das Volumen erst nach 48^{h} noch ein wenig.

Bei der Präparation des Tiermaterials machte ich mir nun über die Zeit des Einlegens, der Herausnahme usw. aus einer Flüssigkeit

---

1) Verwendet man frisch geteilte Tiere, so ist diese Zeit auf 5^{m} herabzusetzen, da nach meinen Beobachtungen frisch geteilte Tiere bedeutend empfindlicher sind.

2) Die Gelatinelösung muß durch vorheriges Filtrieren vollkommen gereinigt sein.

3) Es läßt sich nach dieser Methode das lebende Tier mit jeder beliebig starken Vergrößerung, z. B. auch mit Ölimmersion bequem untersuchen, was mit den bisher üblichen Methoden nicht möglich war.

Der Einfluß der zur Präparation verwandten chemischen Agentien auf das Volum des Protoplasmakörpers.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
A. Lineare Maße	I	8,7 × 2,6	8,5 × 2,5	8,45 × 2,45	8,35 × 2,45	8, 5 × 2,45	7,9 × 2,45	7,8 × 2,45	7,8 × 2,45	7,8 × 2,35	7,8 × 2,35	7,7 × 2,35	7,7 × 2,35	7,6 × 2,3
	II	8,3 × 2,65	7,9 × 2,65	7,7 × 2,5	7,6 × 2,5	7,6 × 2,4	7,3 × 2,4	7,2 × 2,4	7,2 × 2,4	7 × 2,4	7 × 2,4	7 × 2,3	7 × 2,3	6,9 × 2,3
	III	8,8 × 2,9	8,5 × 2,9	8,5 × 2,85	8,35 × 2,85	8,35 × 2,85	8,35 × 2,85	8 × 2,8	8 × 2,8	8 × 2,7	8 × 2,7	7,9 × 2,7	7,9 × 2,7	7,9 × 2,65
	Tier-Nr.	Maße lebend in 15% Gelatine	Maße unmittelbar nach dem Abtöten	Maße 1ʰ nach dem Einlegen in Pikrin-Essigs.	Maße 1½ʰ nach dem Einlegen in Pikrin-Essigs.	Maße 2ʰ nach dem Einlegen in Pikrin-Essigs.	Maße in 70% Alkohol ½ʰ nach dem Einlegen	Maße in 70% Alkohol 1ʰ nach dem Einlegen	Maße in salzs. Alkohol, nachdem vorher ½ʰ m. Boraxkarm. gefärbt war[2]	Maße in salzsaur. Alkohol 24ʰ n. d. Einlegen	Maße in Nelkenöl + Alkoh. absol. (1:1) unmittelbar n. d. Einleg.[3]	Maße in Nelkenöl + Alkoh. abs. 24ʰ nach dem Einlegen	Maße in Nelkenöl (reinst.) 24ʰ n. d. Einlegen	Maße in Nelkenöl (reinst.) 48ʰ n. d. Einlegen
B. Volumina[1]	I	246,4	222,5	212,5	210,0	210,0	198,6	196,1	196,1	180,4	180,4	178,1	178,1	168,4
	II	244,2	232,5	201.6	198,7	183,4	176,1	173,7	173,7	168.9	168.9	155,1	155,1	152,9
	III	310	299,4	289,2	284,1	284.1	272,2	262,7	262,7	244.3	244,3	241,2	241,2	232.3
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13

[1]) Die Volumina wurden als Rotationsellipsoide berechnet. (Formel $\frac{4}{3} a b^2 \pi$, worin $2a$ = große Achse, $2b$ = kleine Achse.)

[2]) Unmittelbar nach dem Einlegen.

[3]) Vor dem Einlegen in Nelkenöl + Alkoh. abs. (1 : 1) waren die Tiere erst noch in 94% Alkohol und Alkoh. absol. überführt.

bei den einzelnen Tieren genaue Notizen, so daß ich über die Zeitdauer der Einwirkung der verwandten chemischen Agentien stets orientiert war. Die Fixierung, Färbung, usw. nahm ich in kleinen Uhrschälchen von etwa $4^1/_2$ cm Durchmesser und $^1/_2$ cm Tiefe vor. Je zwei Geschwistertiere wurden zusammen in einem Uhrschälchen präpariert. Die für alle Tiere gleichbemessene Zeitdauer der Einwirkung der chemischen Agentien war nun folgende:

1. Pikrin-Essigsäure 1^h.
2. Alkohol 70 % $^1/_2{}^h$.
3. Boraxkarmin $^1/_2{}^h$.
4. Salzs. Alkohol 24^h.
5. Alkoh. 94 % und Alkoh. absol. je etwa 10^m.
6. Nelkenöl + Alkoh. absol. (1:1) 24^h.
7. Nelkenöl, reinst. 6—12^h bis zur Messung.

γ) Die Messung.

Waren die Tiere auf die beschriebene Weise präpariert, so wurden sie bei starker Vergrößerung[1]) (Leitz Objekt. 7 Ocular III, Tubuslänge 170 mm) mit dem Ocularmikrometer gemessen.

Zu diesem Zwecke brachte ich die Tiere einzeln in einem kleinen Tropfen von reinem[2]) Nelkenöl mit der Kapillarpipette auf einen Objektträger und legte um den Öltropfen herum vier feine Haare (am besten eignet sich hierzu sehr feines Menschenhaar), so daß das zu messende Tier ungefähr in die Mitte eines kleinen Quadrats zu liegen kam, dessen Seiten die jeweils kreuzweise übereinandergelegten Haare bildeten. Des weitern legte ich auf die Haare noch vorsichtig ein Deckgläschen und konnte dann mit der Messung beginnen.

Die präparierten Paramaecien haben nun ungefähr einen Dickendurchmesser, welcher nicht ganz der Breite eines sehr feinen Haares gleichkommt. Die Tiere wurden daher durch das in dieser doppelten Höhe aufgelegte Deckgläschen eben etwas in der Flüssigkeit fixiert, ohne daß dabei ein stärkerer Druck, der zu Deformationen Anlaß geben könnte, ausgeübt würde. Außerdem erhält man so eine vollkommene Horizontalstellung der Körperlängsachse in der Bildebene,

---

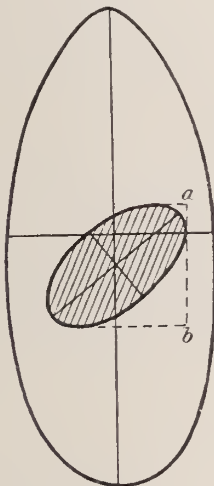
1) Die Vergrößerung berechnet sich auf etwa 450.

2) Ist in dem Nelkenöl noch zuviel Alkohol vorhanden, so erhält man auf dem Objektträger keinen abgerundeten Tropfen; dieser fließt vielmehr auseinander und die Messung wird dadurch unmöglich gemacht.

was zur Vermeidung einer zu Messungsfehlern führenden optischen Verkürzung von Wichtigkeit ist.

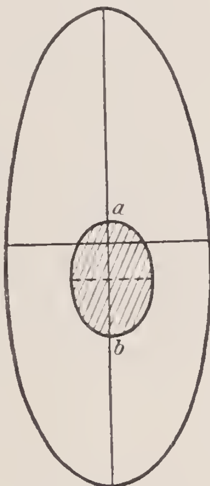
Durch die zähflüssige Konsistenz des reinen Nelkenöls adhärieren ferner die Tiere etwas am Deckgläschen; man kann sie daher durch vorsichtige horizontale Verschiebung des Deckgläschens mit einer Nadel allmählich ganz um ihre Längsachse rotieren. Es ist dies deshalb von Bedeutung, weil bei *Paramaecium* die Querdurchmesser des Körpers in aufeinander senkrechter Richtung meistens etwas

Fig. 1a.



Ventrale Ansicht.

Fig. 1b.



Seitliche Ansicht (Das Tier um 90° gedreht)[1].

verschieden sind und man daher eine besondere Messung der Breite und der Dicke des Körpers vornehmen muß.

Außerdem ist aber eine solche Untersuchung von zwei verschiedenen Seiten zur Feststellung der Form des Kerns und zur Ausmessung seines Volumens unbedingt nötig.

Die Lage des Kerns im Protoplasma kann ja außerordentlich verschieden sein.

Seine gewöhnliche Form kommt zwar einem um seine Längsachse rotierten Ellipsoid sehr nahe, aber die Stellung der Längs-

[1] Der Längsdurchmesser des Kerns erscheint in bedeutender Verkürzung und wird gleich der Strecke *ab*. Man würde also, wenn man den Kern nur in seitlicher Ansicht messen würde, einen viel zu kleinen Wert für das Kernvolumen erhalten.

achse des Kerns ist eine sehr variable. Nur selten fällt die Richtung der großen Achse des Kerns mit der Richtung der großen Achse des Protoplasmakörpers zusammen. Sehr oft bildet sie vielmehr mit der Körperlängsachse einen spitzen Winkel, so daß man bei der seitlichen Betrachtung des Kerns, in zwei aufeinander senkrechten Richtungen, ganz verschiedene Bilder erhält. Nebenstehende Figuren mögen diese Verhältnisse noch näher erläutern. (Fig. 1a u. 1b). Da der Berechnung (siehe unten) des Volums sowohl vom Protoplasmakörper wie vom Kern ein um seine große Achse rotiertes Ellipsoid zugrunde gelegt wurde, so wurde bei der Messung die Länge der großen und kleinen Achse des Protoplasmakörpers bzw. des Kerns allein berücksichtigt. Dabei wurde, wie bereits angeführt, die Länge der kleinen Achse in zwei aufeinander senkrechten Richtungen gemessen.

Natürlich mußten die Richtungen, in denen die große und die kleine Achse gemessen wurden, ebenfalls genau einen Winkel von 90° miteinander bilden.

Die Einstellung geschah beim Protoplasmakörper auf die doppelt konturierte Pellicula, beim Kern auf die Kernmembram.

Zur Messung wurde nur der centrale Teil des Gesichtsfeldes benutzt.

δ) Die Berechnung.

Die Körpergestalt von *Paramaecium c.* kommt einem um seine große Achse rotierten Ellipsoid sehr nahe. Dicke und Breite zeigen nur geringe Differenzen, so daß der Querschnitt des Körpers fast drehrund erscheint. Ebenso besitzen die Kerne eine ähnliche Form. Es wurde daher auch allen Berechnungen ein Rotationsellipsoid zugrunde gelegt. Ergaben sich in der Länge der kleinen Achsen (in aufeinander senkrechter Richtung gemessen) kleine Differenzen, so wurde der Mittelwert genommen. Von dem bei der Messung gefundenen Volumenwert für den Protoplasmakörper mußte bei der Berechnung natürlich erst noch das Volum des Kerns in Abzug gebracht werden.

Das Volum von Kern und Protoplasmakörper wurde nach der Formel

$$V = \frac{4}{3} a b^2 \pi$$

berechnet.

III. Ergebnisse der Untersuchung.

a) Das Verhalten der Kernplasmarelation bei verschiedenen Temperaturen.

Bevor ich zur Besprechung der Versuchsergebnisse übergehe, möchte ich die Erörterung der Frage vorwegnehmen: Inwieweit erlauben die durch Messung gewonnenen Resultate über das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern einen Rückschluß auf ein Massenverhältnis des Protoplasmas zur Kernsubstanz? Es ist ja immer zu bedenken, daß die Zelle meist eine große Anzahl von Einschlüssen enthält, welche unmöglich unter den Begriff »an den Lebenserscheinungen beteiligtes Protoplasma« (denn die Kernplasmarelation muß sich auf das Massenverhältnis von »an den Lebenserscheinungen beteiligter Kernsubstanz« zu »an den Lebenserscheinungen beteiligtem Protoplasma« beziehen) eingereiht werden können. Ferner, daß in der Zelle meist eine Reihe von größeren Hohlräumen besteht (die durch die Protoplasma- und Kernstruktur bedingten außerordentlich feinen Hohlräume mögen zunächst außer Betracht bleiben), welche eine Massenbestimmung des Protoplasmas durch Volumausmessung unmöglich machen können. Will man daher nach einer Messung der Größe des Protoplasmakörpers und des Kerns einen Rückschluß auf das Massenverhältnis des Protoplasmas zur Kernsubstanz machen, so muß man es mit einem möglichst homogenen, von Einschlüssen und größeren Hohlräumen fast freien Protoplasma zu tun haben. Was den Kern anbetrifft, so kommen bei den kompakten Kernen der Infusorien im allgemeinen ja weder fremde Einschlüsse noch größere Vacuolen in Betracht. — Wenn man nun bei Paramaecien nur solche Tiere zur Messung verwendet, welche sich eben geteilt haben, so erhält man in der Tat einen Protoplasmakörper, welchen ein sehr homogenes Protoplasma erfüllt. Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man eben frisch geteilte Tiere im hängenden Gelatinetropfen daraufhin untersucht.

Bei der vorliegenden Versuchsanordnung lassen sich also auch mit verhältnißmäßig großer Sicherheit aus dem Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern Schlüsse ziehen auf das Massenverhältnis des Protoplasmas zur Kernsubstanz und damit auch auf die Kernplasmarelation.

Es wurden zunächst vier Temperaturen, und zwar

10°, 15°, 20°, 25°

in zwei voneinander unabhängigen Versuchsreihen (Stammkultur A und Stammkultur B) untersucht.

Die Einzelergebnisse sind in den Tabellen Ia—VIIb aufgeführt, während die Tabellen VIII und IX eine Zusammenstellung der Gesamtresultate dieser beiden Versuchsreihen enthalten. Wie ersichtlich, geben die jeweils mit a) bezeichneten Tabellen die linearen Maße an, während die mit b) bezeichneten Tabellen die Werte für die Volumina[1]) enthalten; die für alle Tabellen gleichen Bezeichnungen bedeuten:

2ap = Große Achse des Protoplasmakörpers
2bp = Kleine » » »
2ak = Große Achse des Kerns
2bk = Kleine » » »
Vp = Volum des Protoplasmakörpers
Vk = Volum des Kerns
Vp : Vk = Kernplasmarelation.

Bei der zweiten Versuchsreihe konnte leider die Temperatur 10° wegen einer in der Kultur eingetretenen Depression nicht mehr untersucht werden.

Es wurden zu den Messungen von den präparierten Tieren nur solche verwandt, welche einen regelmäßigen Kern besaßen. Es wurde also in den Tabellen durchaus nicht das ganze präparierte Tiermaterial aufgeführt. Es erklärt sich daraus die teilweise ziemlich geringe Anzahl von Messungen. Ich habe indessen trotzdem schon diese Tabellen als ziemlich sichere Versuchsergebnisse verwertet, da das Tiermaterial sehr homogen war.

Es zeigt sich dies besonders bei Betrachtung der Tabellen, welche die linearen Maße enthalten. Vorzüglich bei der zweiten Versuchsreihe konnte ich mit einem sehr homogenen Tiermaterial arbeiten. (Tab. Va, VIa, VIIa). Es ist ja oft außerordentlich schwer, für die Kulturen gutes Ausgangsmaterial zu erhalten. Trotz sorgfältigster

---

[1]) Die Volumina erscheinen in den Tabellen alle um das achtfache vergrößert, da der Einfachheit halber der doppelte Wert für ap, bp, ak und bk, so wie er in den die linearen Maße enthaltenden Tabellen steht, in die Formel $\frac{4}{3}\, ab^2\pi$ eingesetzt wurde. Die Resultate, welche ja nur Verhältnisgrößen darstellen, bleiben dadurch natürlich ungeändert, insbesondere bleibt der Wert für die Kernplasmarelation derselbe. (Die durch die Subtraktion bedingte sehr geringe Abweichung kommt hier nicht in Betracht.)

Kulturführung bekommt man dann unbrauchbare Resultate, wenn man von einem Tier ausgeht, das eine unregelmäßige, schwankende Teilungsrate zeigt. Am sichersten ginge man ja, wenn man Cysten als Ausgangsmaterial nehmen könnte, da sich Cysten auch recht gut sterilisieren ließen. Aber die Paramaeciencysten hat man bis jetzt noch nicht aufgefunden. (Wenigstens von *Paramaecium caudatum*). In der oft so sehr schwer zu erzielenden Homogenität des Tiermaterials liegt ja eine der größten Schwierigkeiten bei physiologischen Experimenten mit Protozoenkulturen. — Ich gehe nunmehr zur Besprechung der Tabellen über.

Ich führe zunächst die Grenzwerte an, innerhalb deren die Volumina des Protoplasmakörpers und des Kerns bei frisch geteilten Tieren derselben Kultur bei einer bestimmten Temperatur nach den ausgeführten Messungen schwanken. Zugleich gebe ich Maximum und Minimum der Kernplasmarelation an, welche in einer Tabelle erreicht werden.

Erste Versuchsreihe.

Stammkultur A.

Bei **10°** schwankt das Volum des Protoplasmakörpers zwischen **182,5** und **108,7**, das Volum des Kerns zwischen **15,2** und **7,46**.

Tabelle Ia. Erste Versuchsreihe 10°.

Stammkultur: A.

Tier Nr.	2ap	2bp	2ak	2bk
I	5,6	2,45	2,5	1
II	5,45	2,35	2,7	0,85
III	5,7	2,65	2,9	1,1
IV	7,1	2,4	2,9	1
V	6,6	2,05	2,2	0,9
VI	6,4	2,2	2,2	0,95
VII	6,5	2,4	2,8	1
VIII	7,55	2,5	3	1,1
IX	6 3	2,2	2,2	1,05
X	6,3	2,3	2,4	1
XI	6,4	2,3	1,55	1,2
XII	6,3	2,2	1,9	1,05
XIII	6,2	2,35	1,8	1,2
XIV	6,7	2,45	2,7	1

Die Kernplasmarelation[1] erreicht ihr Maximum mit **14,6**, ihr Minimum mit **10,4**.

Tabelle Ib. Erste Versuchsreihe 10°.

Stammkultur: A.

Tier Nr.	Vp + Vk	Vk	Vp	Vp : Vk
I	140,8	10,47	130,3	12,5
II	126,1	8,19	117,9	14,4
III	167,7	14,70	153,0	10,4
IV	171,3	12,15	159,15	13,1
V	116,2	7,46	108,7	14,6
VI	129,8	8,32	121,48	14,6
VII	156,8	11,73	145,1	12,3
VIII	197,7	15,21	182,5	12,0
IX	127,7	10,16	126,5	12,4
X	139,6	10,05	129,55	12,9
XI	141,8	9,35	132,5	14,1
XII	127,7	8,77	118,93	13,5
XIII	143,4	10,85	132,5	12,2
XIV	168,5	11,31	157,2	13,9

Bei **15°** schwankt das Volum des Protoplasmakörpers zwischen **135,5** und **94,8**, das Volum des Kerns zwischen **8,77** und **6,23**.

Tabelle IIa. Erste Versuchsreihe 15°.

Stammkultur: A.

Tier Nr.	2ap	2bp	2ak	2bk
I	5,9	2,15	2,15	0,9
II	6,8	2,25	2,3	0,95
III	6,4	2,15	1,9	1,05
IV	6,6	2	1,8	1
V	6	2,1	1,45	1,05
VI	5,9	2,1	1,35	1,05
VII	6,7	2,15	1,7	1
VIII	6,8	2	2,05	0,9
IX	7,1	1,85	2,05	0,9

[1] Die Kernplasmarelation ausgedrückt nach der in der Einleitung gegebenen Definition.

Die Kernplasmarelation erreicht ihr Maximum mit **17,2** und ihr Minimum mit **13,1**.

Tabelle IIb. Erste Versuchsreihe 15°.

Stammkultur: A.

Tier Nr.	Vp + Vk	Vk	Vp	Vp : Vk
I	114.2	7.295	106.9	14,7
II	144,2	8,68	135,5	15,6
III	123,9	8.77	115.13	13.1
IV	110.6	7,54	103.1	13,7
V	110,8	6.696	104.1	15.5
VI	109.0	6.23	102,8	16,5
VII	129,7	7,121	122.6	17.2
VIII	113.9	6,955	106.9	15,3
IX	101,8	6.955	94.8	13.6

Bei **20°** schwankt das Volum des Protoplasmakörpers zwischen **163,3** und **75,8**, das Volum des Kerns zwischen **10,98** und **4,08**.

Tabelle IIIa. Erste Versuchsreihe 20°.

Stammkultur: A.

Tier Nr.	2ap	2bp	2ak	2bk
I	6,1	2	2,4	0,75
II	5,9	2,0	2,5	0,66
III	5,9	1,8	2,4	0,65
IV	5,4	2,1	2,8	0.6
V	6.4	1,8	2.9	0.58
VI	6	1,9	2.1	0.9
VII	6,1	2,15	2.3	0,9
VIII	5.1	2,4	2.6	0.8
IX	4,9	2,35	2.7	0,75
X	6.45	2 2	2,5	0,75
XI	6.4	2.55	1.55	1.3
XII	6.1	2,05	2.65	0,65
XIII	5,8	2	2,45	0.65
XIV	6	2.35	2,15	0.95

Die Kernplasmarelation erreicht ihr Maximum mit **22,6**, ihr Minimum mit **13,2**.

Tabelle IIIb. Erste Versuchsreihe 20°.

Stammkultur: A.

Tier Nr.	Vp + Vk	Vk	Vp	Vp : Vk
I	102,2	5,66	96,5	17,0
II	98,85	4,56	94,29	20,6
III	80,06	4,25	75,81	17,8
IV	99,75	4,22	95,53	22,6
V	86,86	4,08	82,77	20,2
VI	90,73	7,12	83,61	13,2
VII	118,1	7,80	110,3	14,1
VIII	123,1	6,97	116,1	16,7
IX	113,4	6,36	107	16,8
X	130,8	5,89	124,9	21,2
XI	174,3	10,98	163,3	14,9
XII	107,4	4,69	102,7	21,9
XIII	97,18	4,34	92,84	21,4
XIV	138,7	8,13	130,6	16,1

Bei 25° schwankt das Volum des Protoplasmakörpers zwischen **101,8** und **67,24**, das Volum des Kerns zwischen **8,38** und **4,25**.

Tabelle IVa. Erste Versuchsreihe 25°.

Stammkultur: A.

Tier Nr.	2ap	2bp	2ak	2bk
I	7,2	1,9	2	1
II	6,15	2,3	2,6	0,8
III	6,1	1,9	3,1	0,6
IV	5,9	2,1	2,7	0,8
V	6,5	1,85	2	1
VI	6,7	1,8	2,35	0,85
VII	6,1	1,75	2,4	0,65
VIII	5,6	1,75	2,6	0,65
IX	6	1,75	1,8	0,8
X	6,7	1,95	1,9	0,8

Die Kernplasmarelation erreicht ihr Maximum mit **19,8**, ihr Minimum mit **16,7**.

Tabelle IVb. Erste Versuchsreihe 25°.

Stammkultur: A.

Tier Nr.	Vp + Vk	Vk	Vp	Vp : Vk
I	108.9	8.38	100.5	12,0
II	136,2	6.96	129,2	18,5
III	92.24	4,67	87,57	18.8
IV	109.0	7,23	101,8	14.1
V	93,18	8,38	84,8	10.1
VI	90,93	7,11	83,82	11,8
VII	78,25	4,25	74,0	17,4
VIII	71,84	4.60	67,24	14.6
IX	76,97	4.82	72.15	14.9
X	106,7	5.10	101.2	19.8

Zweite Versuchsreihe.

Stammkultur B.

Bei **15°** schwankt das Volum des Protoplasmakörpers zwischen **88,16** und **44,10**, das Volum des Kerns zwischen **6,05** und **3,08**.

Tabelle Va. Zweite Versuchsreihe 15°.

Stammkultur: B.

Tier Nr.	2ap	2bp	2ak	2bk
I	4.9	2	1.8	0,8
II	4,9	2,05	1,2	1
III	5.1	2,1	1,6	0.95
IV	4,4	2	1.8	0,85
V	4,4	2,1	2 .	0,75
VI	4.4	1.6	1.5	0,7
VII	4.3	1,8	1.7	0.7
VIII	4,8	2,05	1,6	0,8

Die Kernplasmarelation erreicht ihr Maximum mit **18,7** und ihr Minimum mit **12,4**.

Tabelle Vb. Zweite Versuchsreihe 15°.

Stammkultur: B.

Tier Nr.	Vp + Vk	Vk	Vp	Vp : Vk
I	82.10	4.825	77,27	16.0
II	88,26	5.027	81.23	16.1
III	94,21	6,049	88,16	14.6
IV	73,72	5,447	68,27	12,4
V	81.28	4,712	76,58	16.3
VI	47,18	3.079	44.10	14.3
VII	58.36	3,489	54,87	15,7
VIII	84.49	4.289	80,20	18.7

Bei 20° schwankt das Volum des Protoplasmakörpers zwischen 84.6 und 56,3, das Volum des Kerns zwischen 4,75 und 2,41.

Tabelle VIa. Zweite Versuchsreihe 20°.

Stammkultur: B.

Tier Nr.	2ap	2bp	2ak	2bk
I	4.7	1.9	1.73	0.8
II	4.6	2,05	1.4	0,75
III	4.8	2.01	1.2	0.9
IV	4.8	1.8	1.9	0.7
V	4.95	2.05	1.5	0.7
VI	4.7	1,95	1.2	0.8
VII	4.7	1,8	1,3	0,75
VIII	4.7	1.9	1.95	0,65
IX	4,8	1.8	1,6	0.7
X	4.8	2	1.4	0.9
XI	4.7	2	1.3	0.9
XII	4,6	1,95	1.4	0,75
XIII	4,4	1.8	1,3	0.8
XIV	4.5	1.9	1.3	0,85
XV	4,8	1,8	1.6	0.65
XVI	4.5	1.95	1.3	0.7
XVII	4,7	1.8	0.9	0,8
XVIII	4,4	1,8	1.2	0,7
XIX	4.6	1,8	1.4	0.8

Die Kernplasmarelation erreicht ihr Maximum mit 27,3, ihr Minimum mit 13,8.

Tabelle VIb. Zweite Versuchsreihe 20°.

Stammkultur: B.

Tier Nr.	Vp + Vk	Vk	Vp	Vp : Vk
I	71,07	4,638	66,43	14.3
II	80,97	3,299	77.67	23,5
III	88,67	4.071	84.6	20,4
IV	65,14	3.9	61,24	15,7
V	87,16	3.079	84,08	27,3
VI	74,86	3,217	71,64	22,2
VII	63,79	3,06	60,73	19,8
VIII	71.07	3,45	67,62	19.6
IX	65,14	3,28	61,86	13,8
X	80,42	4,75	75,67	15,9
XI	78,75	4,41	74,34	16.8
XII	73,27	3,23	70,04	21,7
XIII	59.79	3,485	56,30	16,1
XIV	68,05	3,93	64,12	16,3
XV	65.14	2,83	62,31	22,0
XVI	71.67	2,66	69,01	26,0
XVII	63,79	2,41	61,38	25,4
XVIII	59,71	2,46	57.25	23,1
XIX	62,44	3.75	58,69	15,7

Bei 25° schwankt das Volum des Protoplasmakörpers zwischen **40,12** und **23,35**, das Volum des Kerns zwischen **2,67** und **1,10**.

Tabelle VIIa. Zweite Versuchsreihe 25°.

Stammkultur: B.

Tier Nr.	2ap	2bp	2ak	2bk
I	3.8	1,25	1.2	0.55
II	3,9	1,25	1.2	0.55
III	4.1	1,35	1	0.7
IV	3.9	1,25	1,3	0,45
V	4	1,3	1,1	0.65
VI	3.9	1,25	1.8	0,5
VII	3,7	1,55	1.7	0,5
VIII	3,9	1,25	1	0,65
IX	3,8	1,35	1,2	0,6
X	4	1,45	1,4	0,6
XI	4	1,6	1,3	0,7
XII	3,9	1,25	1	0,6
XIII	4,2	1,55	1.6	0.6

Die Kernplasmarelation erreicht ihr Maximum mit **22,1**, ihr Minimum mit **12,5**.

Tabelle VIIb. Zweite Versuchsreihe 25°.

Stammkultur: B.

Tier Nr.	Vp + Vk	Vk	Vp	Vp : Vk
I	24,87	1,52	23,35	15,4
II	25,51	1,52	23,99	15,8
III	31,30	2,05	29,25	14,3
IV	25,51	1,10	24,41	22,1
V	28,32	1,95	26,37	13,5
VI	25,51	1,88	23,63	12,5
VII	37,24	1,78	35,46	19,0
VIII	25,51	1,77	23,74	13,4
IX	29,01	1,81	27,20	15,0
X	35,23	2,11	33,12	15,7
XI	42,79	2,67	40,12	15,0
XII	25,51	1,51	24,00	15,9
XIII	42,27	2,41	39,86	16,5

Aus einer Zusammenstellung der Durchschnittswerte für Vp, Vk und Vp : Vk bei den vier Temperaturen und bei beiden Versuchsreihen (Tab. VIII u. Tab. IX) ergibt sich folgendes:

Tabelle VIII. Erste Versuchsreihe.

Stammkultur: A.

Temperatur	Vp	Vk	Vp : Vk
10°	136,5	10,5	13,1
15°	109,9	7,3	15,0
20°	98,0	5,4	18,2
25°	90,1	6,2	15,2

Erste Versuchsreihe.

Stammkultur A.

Das Volum des Protoplasmakörpers nimmt mit steigender Temperatur deutlich ab. Das Volum des Kerns nimmt bei steigender Temperatur bis zu 20° ebenfalls ab, um aber bei 25° wieder eine

Zunahme zu erfahren. Die Kernplasmarelation nimmt bis zu 20° ziemlich regelmäßig zu, erfährt aber bei 25° einen Umschlag und sinkt fast auf den Wert von 15° zurück.

Zweite Versuchsreihe.

Stammkultur B.

Das Volum des Protoplasmakörpers nimmt mit steigender Temperatur deutlich ab; ebenso das Volum des Kerns.

Die Kernplasmarelation erfährt bei 25° einen deutlichen Umschlag und sinkt fast auf den Wert von 15° herab.

Tabelle IX. Zweite Versuchsreihe.

Stammkultur: B.

Temperatur	Vp	Vk	Vp : Vk
15°	70.7	4.7	15.1
20°	67.6	3.5	19.9
25°	28,8	1.9	15,7

Wie sind nun diese Resultate zu deuten, und welche Schlüsse lassen sich daraus mit einiger Sicherheit ziehen?

Zunächst geht wohl mit Sicherheit daraus hervor, daß bei steigender Temperatur innerhalb der untersuchten Temperaturgrenzen das Volum des Protoplasmakörpers abnimmt.

Das Volum des Kerns verhält sich in dieser Beziehung in den beiden Versuchsreihen nicht ganz übereinstimmend. Bei der ersten Versuchsreihe zeigt der Kern nur bis zu 20° eine ziemlich gleichmäßige Abnahme, um bei 25° wieder anzuwachsen, während er bei der zweiten Versuchsreihe bis zu 25° gleichmäßig abnimmt. Weitere Versuche werden daher hier erst zu gesicherten Schlußfolgerungen führen können. Vergleicht man ferner die Tabellen VIII und IX miteinander in bezug auf die Größe des Tiermaterials, so fällt sofort die außerordentliche Größendifferenz der Stammkulturen in die Augen. Das Durchschnittsvolum des Protoplasmakörpers beträgt z. B. bei 15° in der Stammkultur A 109,9, während es in der Stammkultur B nur den Wert von 70,7 erreicht. Trotzdem ist in beiden Kulturen die Kernplasmarelation fast genau dieselbe, nämlich in Stammkultur A

15,0, in Stammkultur B 15,1. Dasselbe gilt von den Temperaturen 20° und 25°.

Es ergibt sich daraus also, daß verschieden große Tiere bei einer bestimmten Temperatur im allgemeinen fast dieselbe, für die betreffende Temperatur spezifische Kernplasmarelation besitzen, vorausgesetzt, daß sie sich in demselben funktionellen Zustand befinden (der funktionelle Zustand ist durch die Teilungsrate zu bestimmen).

Die Kernplasmarelation erfährt nach den Resultaten der beiden vorliegenden Versuchsreihen ferner bei 25° einen Umschlag und sinkt fast auf den Wert von 18° zurück. Es steht dieses Ergebnis in gewissem Widerspruch zu den Resultaten, welche Popoff in seiner oben zitierten Arbeit nach Untersuchungen an *Frontonia* und *Stylonychia* gewonnen hat. Ob nun für *Paramaecium c.* tatsächlich der größte Wert, das ist das Optimum für die Kernplasmarelation, bereits bei einer Temperatur von 20° liegt, werden weitere Experimente entscheiden müssen. Jedenfalls ist es bemerkenswert, daß in zwei voneinander ganz unabhängigen Versuchsreihen dieselbe Erscheinung aufgetreten ist.

Zur Veranschaulichung des Verhaltens der Kernplasmarelation unter den verschiedenen vier Temperaturen bei den vorliegenden zwei Versuchsreihen möge nebenstehende graphische Darstellung dienen (Kurve 1). Es ist dazu noch folgendes zu bemerken: Die Temperaturen wurden auf der Abszissenachse, die numerischen Werte für die Kernplasmarelation auf der Ordinatenachse abgetragen. Es wurde hierbei für die Kernplasmarelation bei einer Temperatur jeweils der Mittelwert aus den beiden Versuchsreihen genommen.

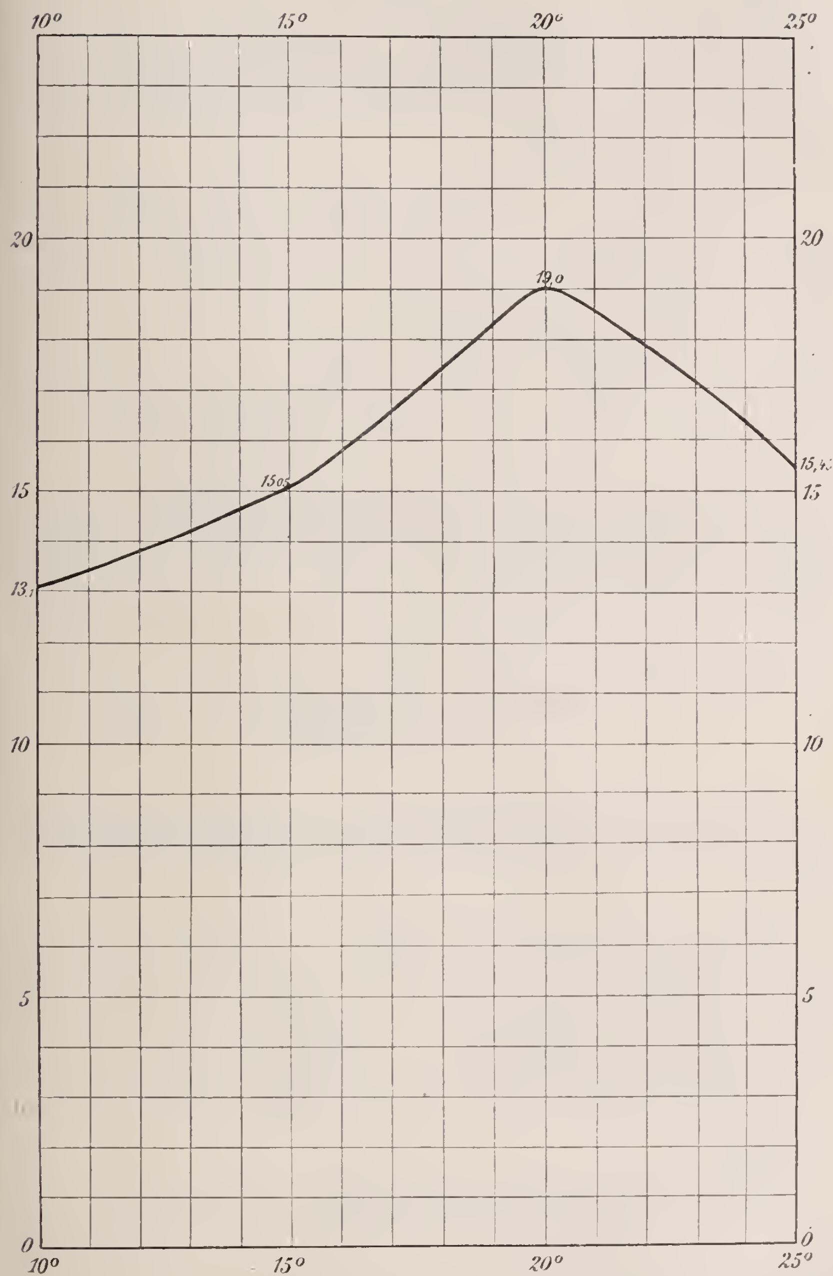
b) Der Zusammenhang zwischen Kernplasmarelation und Teilungsrate.

Das Material zur Beantwortung dieser Frage sei zunächst in folgender Tabelle gegeben. (Für die Kernplasmarelation sind hierin wieder jeweils die Mittelwerte aus beiden Versuchsreihen genommen).

Tabelle X.

Temperatur	10°	15°	20°	25°
Kernplasmarelation . . .	13,1	15.05	19,0	15,45
Teilungsrate	etwa 1/3	etwa 2/3	2	3

Kurve 1.



Die Teilungsrate verändert sich also durchaus nicht in demselben Verhältnis wie die Kernplasmarelation. Bis zu 20° steigt sie mit der Kernplasmarelation (Kernplasmarelation ausgedrückt nach der in der Einleitung gegebenen Definition!) allerdings in die Höhe, erhöht sich aber auch noch bei 25°, während die Kernplasmarelation bei dieser Temperatur herabsinkt.

Die Kernplasmarelation erscheint also durchaus nicht als eine mit der Teilungsrate in bestimmtem Verhältnis stehende Größe. Die Veränderungen, welche die Kernplasmarelation unter dem Einflusse der Temperatur erleidet, lassen sich hiernach nicht etwa durch die Annahme erklären, daß z. B. bei der mit erhöhter Temperatur gesteigerten Teilungsgeschwindigkeit der Zelle der Kern nicht mehr genügend Zeit habe, um zu einem größeren Volum anzuwachsen. Wäre dies der Fall, so müßte eben die Kernplasmarelation zu der Teilungsrate in einem ganz bestimmten Verhältnis stehen.

Die Kernplasmarelation bei einer bestimmten Temperatur ist also nicht durch die Teilungsrate bedingt, sondern hängt bei im übrigen gleichen Versuchsbedingungen allein von der Temperatur ab.

c) Die Geschwindigkeit der Umregulierung der Kernplasmarelation.

Bei der Ausführung der Bestimmung der Kernplasmarelation bei den verschiedenen Temperaturen wurde, wie bereits bemerkt, stets genau die Zeit der Einwirkung der angewandten Temperatur festgestellt.

Es hat sich hierbei nun die bisherige Annahme, daß die Zeitdauer zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen hinreichend ist, um die Kernplasmarelation auf den spezifischen Wert der betreffenden Temperatur umzuregulieren, vollkommen bestätigt.

Daß diese Umregulierung in verhältnismäßig sehr kurzer Zeit vor sich gehen kann, möge das nachstehend aufgeführte Beispiel erläutern:

Bei der zweiten Versuchsreihe (Stammkultur B) wurde die Bestimmung der Kernplasmarelation bei 25° genau 9 Stunden nach dem Einsetzen der Kultur in den betreffenden Thermostaten vorgenommen. (Teilungsrate bei 25° : 3.) Die Kultur war vorher bei 20° gezüchtet, und die Bestimmung ihrer Kernplasmarelation bei dieser

Temperatur lag nicht ganz 23 Stunden vor der Bestimmung der Kernplasmarelation derselben Kultur bei 25°.

Die aus der Tabelle IX für diese Stelle noch einmal herausgeschriebenen Werte für Vp, Vk und Vp : Vk mögen nun über die eingetretenen Veränderungen Auskunft geben:

Tabelle XI.

Temperatur	Vp	Vk	Vp : Vk
20°	67.6	3.5	19.9
25° (9h nach dem Einsetzen)	28.8	1,9	15.7

Das Volum des Protoplasmakörpers ist also in dieser Zeit auf mehr als die Hälfte gesunken, das Volum des Kerns ist ebenfalls fast auf die Hälfte reduziert. Die Kernplasmarelation ist um 4,2 gesunken. Diese in die Augen springenden Veränderungen legen jedenfalls ein deutliches Zeugnis dafür ab, von welcher fundamentalen Bedeutung die Temperatur für die Wechselbeziehungen zwischen Kernsubstanz und Protoplasma ist.

Zusammenfassung der Ergebnisse aus den beiden Versuchsreihen für die Temperaturen 10°, 15°, 20°, 25°.

1) Das Steigen und Sinken der Kernplasmarelation verläuft bei *Paramaecium caudatum* nicht genau parallel zu dem Steigen oder Sinken der Temperatur. Es tritt vielmehr bei 25° ein deutlicher Umschlag ein, so daß bei 20° für *Paramaecium caudatum* das Optimum erreicht würde. Ob es sich hier nur um eine mehr zufällige Anomalie des verwandten Tiermaterials oder um eine Gesetzmäßigkeit handelt, werden weitere Versuche entscheiden müssen.

2) Ein direkter Zusammenhang zwischen Kernplasmarelation und Teilungsrate hat sich bei diesen beiden Versuchsreihen nicht nachweisen lassen. Allerdings erhöht sich bis zu einer Temperatur von 20° mit dem Steigen der Kernplasmarelation auch die Teilungsrate, bei 25° dagegen

ist mit einem Sinken der Kernplasmarelation eine Erhöhung der Teilungsrate verbunden. Die Kernplasmarelation ist demnach nicht von der Teilungsrate bedingt, sondern hängt bei im übrigen gleichen Versuchsbedingungen allein von der Temperatur ab.

3) Die Zelle vermag bei einem Temperaturintervall von 5° innerhalb eines Zeitraumes, welcher der Dauer zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen bei der betreffenden Temperatur entspricht, ihre Kernplasmarelation vollkommen umzuregulieren.

Schließlich erfülle ich noch die angenehme Pflicht, Herrn Geheimen Hofrat Prof. Dr. R. Hertwig für die liebenswürdige Unterstützung und wertvollen Anregungen während der Ausführung der vorliegenden Arbeit meinen herzlichen Dank zu sagen. Auch Herrn Dr. Popoff möchte ich noch einmal an dieser Stelle für die allezeit bereitwillige Hilfe und Interessenahme an meinen Untersuchungen den besten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

Berg, W. 1908. Die Fehlergröße bei den histol. Methoden. Berlin 1908.

Boveri, Th. 1902. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verhandl. d. Med. phys. Gesellsch. Würzburg. N. F. Bd. 35.

Bokorny, Th. 1896. Vergl. Studien über die Giftwirk. verschied. chem. Subst. auf Algen u. Infusorien. Pflügers Arch. Bd. 64.

Calkins, G. N. 1902. Studies on the Life-History of Protozoa.

I. The life-cycle of Param. c. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 15. 1902.

II. The effect of Stimuli on the life-cycle of Param. c. Arch. f. Protistenkunde. Bd. I. 1902.

III. The six-Hundred and Twentieth Generation of Param. c. Journ. of Experim. Zool. Vol. I. 1902.

Gerassimow. 1904. Über die Größe des Zellkerns. Botan. Centralbl. Bd. XVIII. Abt. I, H. 1.

—— 1901. Über d. Einfluß d. Kerns a. d. Wachstum d. Zelle. Moskau.

—— 1904. Zur Physiologie der Zelle. Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. 1904. Nr. 1.

—— 1905. Ätherkulturen v. Spirogyra. In Flora oder Allgem. Bot. Zeitung. Bd. 94. Heft I.

—— 1902. Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge d. Kernmasse. In Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. I. H. 3.

GOLDSCHMIDT, R. 1905. Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. V.

GÜNTHER, C. 1906. Einf. i. d. Studium d. Bakteriologie. Leipzig, Verl. Teubner.

HERTWIG, R. 1889. Über d. Konjugation d. Infusorien. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss. II. Kl. Bd. 17. Abt. I.

—— 1899. Was veranlaßt d. Befrucht. d. Protozoen? Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. Bd. 15.

—— 1900. Über physiol. Degeneration bei Aktinosphär. Eichhorni.

—— 1900. Über physiol. Degeneration b. Protozoen. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. Bd. 16.

—— 1899. Mit welchem Rechte unterscheidet man geschlechtl. u. ungeschlechtl. Fortpflanz.? Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. Bd. 15.

—— 1902. Über Wesen u. Bedeutung d. Befruchtung. Sitzungsber. der mathem. phys. Klasse d. Akademie München. Bd. 32.

—— 1902. Die Protozoen u. d. Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. I, 1.

—— 1902. Über d. Wechselverhältnis von Kern u. Protoplasma. München, Verl. Lehmann.

—— 1903. Über Korrelation von Zell- und Kerngröße usw. Biol. Centralbl. Bd. XXIII. H. 1 u. 2.

—— 1908. Über neue Probleme d. Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. H. 1.

HERTWIG, O. 1906. Allgemeine Biologie. Jena 1906.

HOFER, B. 1889. Experim. Unters. über d. Einfluß d. Kerns a. d. Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIV. 1889.

JENSEN, P. 1892. Methode d. Beobachtung u. Vivisektion v. Infusor. in Gelatinelös. Biol. Centralbl. Bd. XII.

JICKELI, C. 1902. Die Unvollkommenheit d. Stoffw. als Veranlass. f. Vermehr., Differenz., Rückbildung u. Tod d. Lebewesen im Kampfe ums Dasein.

JOUKOWSKY, D. 1898. Beitr. z. Fr. n. d. Beding. d. Vermehr. usw. Verhandl. d. natur-histor.-med. Vereins. Heidelberg. N. F. Bd. VI.

KASANZEFF, W. 1901. Experim. Unters. über Param. c. Inaugural-Dissertat. Zürich.

KLEBS. 1887. Über d. Einfluß d. Kerns in d. Zelle. Biol. Centralbl. Bd. VII.

KORENTSCHEWSKY. 1902. Vergl. pharm. Unters. üb. d. Wirk. v. Giften an einzell. Organismen. Arch. f. experim. Pathol. Bd. XLIX.

KÜSTER, E. 1907. Anl. z. Kultur d. Mikroorganismen. Verl. Teubner. Leipzig.

LEVY, E. 1894. Experimentelles u. Klin. üb. d. Sepsinvergift. u. ihren Zusammenhang m. Bakterium Proteus. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 34.

MEISSNER. 1888. Beitr. z. Ernährungsphys. d. Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVI.

POPOFF, M. 1908. Depression d. Protozoenzelle u. d. Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk.

—— 1908. Die Gametenbildung u. d. Konjugation v. Carchesium polyp. L. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. LXXXIX. H. 3.

—— 1908. Experim. Zellstudien. In Arch. f. Zellforsch. Bd. I. H. 2 u. 3.

PÜTTER, A. 1908. Methoden z. Erforschung d. Lebens d. Protisten. Handbuch d. physiol. Methodik. Bd. I. 2. Abt.

RAHN. 1906. Über d. Einfl. d. Stoffwechselprodukte a. d. Wachst. d. Bakterien. 2. Abtl. Bd. XVI.

SALUS, G. 1904. Zur Biologie der Fäulnis. Arch. f. Hygiene. Bd. 51.

SCHAUDINN. 1902. Beitr. z. Kenntnis d. Bakterien u. verwandt. Organismen. Arch. f. Protistenk. Bd. I.

STATKEWITSCH, P. 1905. Zur Methodik d. biolog. Untersuch. über d. Protisten I u. II. Arch. f. Protistenk. Bd. V.

SCHÜRMAYER. 1889. Über d. Einfluß äußerer Agentien a. einzell. Wesen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24.

WALLENGREN. 1902. Inanitionsersch. d. Zelle. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. I.

Die physiologische Degeneration der Epithelzellen des Ascarisdarmes.

Ein Beitrag zur Zellpathologie.

Von

R. Ehrlich.

(Aus dem Zoologischen Institut in München.)

Mit Tafel II—IV und 2 Textfiguren.

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Der Wert der Kenntnis degenerativer Prozesse.

Degenerative Prozesse sind mit Rücksicht auf die in den einzelnen Zellen Schritt für Schritt sich vollziehenden morphologischen Veränderungen vorwiegend von pathologischen Anatomen eingehend verfolgt und beschrieben worden, obwohl sie durchaus nicht auf krankhaft veränderte Gewebe beschränkt sind und die Ursachen der

Degeneration wie der Ort ihres Auftretens sehr verschiedenartig sein können. Was diesem Ausweichen vor eingehender Erforschung ihres Verlaufes von seiten der Zoologen zugrunde liegt, ist vielleicht das unbewußte Vorurteil, Degenerationen verliefen regellos, ständen in keinem Zusammenhange mit den normalen Erscheinungen des Zellenlebens und die Verfolgung und Beschreibung eines Einzelfalles gestatte es nicht, Verallgemeinerungen aufzustellen, in denen man zuverlässige Kriterien erlangen könne für die Erkennung und Scheidung normaler und degenerativer Prozesse und ihres Ausdruckes im mikroskopischen Bilde. Mag eine solche Regellosigkeit vielleicht für nekrotische Vorgänge zutreffen, bei denen es sich um den Zerfall absterbender Gewebselemente handelt, ein Charakteristikum der Degeneration aber ist nicht, daß sie regellos verliefe, sondern daß die für das Bestehen der einzelnen Zelle oder des gesamten Organismus erforderliche Harmonie der Prozesse gestört ist. Auch die Degeneration ist eine Lebensäußerung des Organismus. Sie stellt nichts wesentlich Neues dar, solange sie nur in quantitativen Störungen der vielen Einzelprozesse in der Zelle im Verhältnis zueinander besteht. Sie kann aber auch als völlig neue, extreme Reaktion der Zelle auf ungewohnte, schädigende Einflüsse auftreten und bei dieser Gelegenheit Fähigkeiten der Zelle offenbaren, die im normalen Lebenslaufe vielleicht nie geweckt worden wären. Ich erinnere nur an die öfters beobachtete Pigmentbildung, die im Anschluß an die Degeneration von Chromatin auftritt (R. Hertwig 1904, R. Rössle 1904). Daß eine genaue und generell charakterisierende, wenn auch vielleicht nur morphologische Kenntnis der degenerativen Prozesse in der Zelle von großem Vorteil wäre, ergibt sich aus dem Streit, der, genährt durch den Mangel einer solchen vergleichenden Kenntnis, um die Deutung gewisser Zelleinschlüsse sich dreht, die bei einer Reihe von Krankheiten noch unerforschter Ätiologie auftreten und als für sie charakteristisch und spezifisch beschrieben worden sind. Ich nenne hier als Beispiele solcher Krankheiten Variola und Vaccine, Lyssa, das Trachom und Carcinom. Daß Degeneration der Gewebselemente bei diesen Krankheiten auftritt, ist wohl keinem Zweifel mehr unterworfen; was von dem mikroskopischen Bilde nun aber als Degenerationsprodukt, was als etwa vorhandener krankheitserregender Parasit anzusprechen ist, darüber gehen die Ansichten oft noch bis zum Widerspruch auseinander. Neben der unzureichenden Vergleichung mit degenerativen Prozessen mag wohl auch oft der Mangel an eigener Kritik dem durch Fixierung und Färbung beeinflußten Bilde gegenüber die Ent-

deckung, Beschreibung und Beschuldigung manches angeblichen Parasiten verursacht haben.

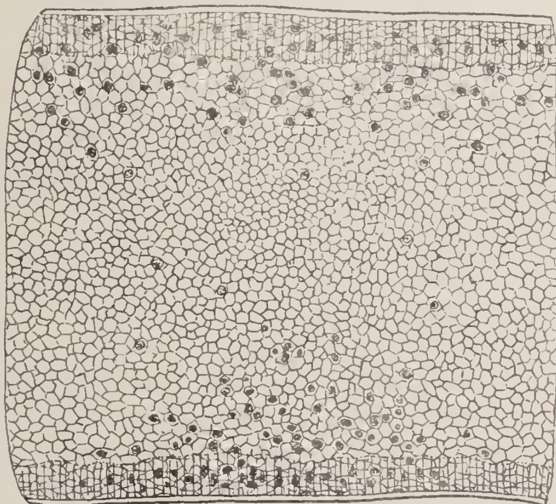
Das Ziel dieser Arbeit soll nun nicht etwa sein, den Versuch einer solchen vergleichenden Morphologie der Degeneration zu geben, sondern ich möchte nur im Anschluß an Degenerationserscheinungen, die ich im Darmepithel von *Ascaris lumbricoides* beobachtet habe, auf einige Ähnlichkeiten aufmerksam machen, welche die hierbei auftretenden Kern- und Plasmaeinschlüsse mit andern in ihrer Deutung als Parasiten umstrittenen erkennen lassen. Vielleicht bringt dieser Vergleich einen Hinweis mehr dafür, wie nötig für die moderne Parasitenforschung es ist, unter Berücksichtigung schon beobachteter Degenerationsbilder bei der Deutung von Zelleinschlüssen schärfere Kritik anzuwenden, um zu einer zuverlässigen Unterscheidung zwischen Degenerationsprodukten der Zelle und Entwicklungsstadien eines eingedrungenen Parasiten zu gelangen.

II. Degenerationen im Darmepithel von Ascaris lumbricoides.

Material und Methoden.

Die von mir untersuchten *Ascaris lumbricoides* verschaffte ich mir aus dem hiesigen Schlachthause. Die Tiere wurden unmittelbar nach Entnahme aus dem Darm in erwärmte physiologische Kochsalz-

Textfig. 1.



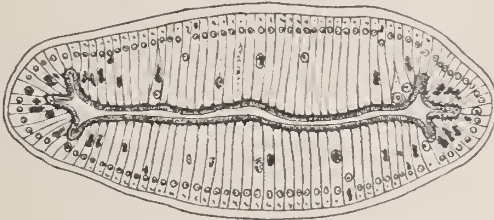
lösung gebracht und teils noch am selben Tage konserviert, teils nach mehrtägigem Aufenthalt in 36° warmer physiologischer Kochsalzlösung. Wegen des Widerstandes, den die starke Cuticula der Tiere dem Eindringen von Reagentien entgegensetzt, fixierte ich nur den herauspräparierten Darm in CARNOYscher Flüssigkeit, Sublimat und Pikrinessigsäure. Eine gute Konservierung erhielt ich nur mit CARNOYS Gemisch, während sowohl bei Anwendung von Sublimat- wie Pikrinessigsäure Schrumpfungen des Epithels eintraten, die sich durch Spaltbildung an den Grenzen der einzelnen Elemente verrieten. Zugleich zeigte der dem Lumen zugewandte Stäbchensaum meist Anzeichen von Mazeration. Um eine Durchmusterung der Därme in toto zu ermöglichen, wurden sie schwach mit Boraxkarmin vorgefärbt und in Zedernöl übertragen, wonach degenerativ veränderte Epithelpartien bei schwacher Vergrößerung (LEITZ Obj. 3 Oc. 1) sofort durch ihre rote Sprenkelung auffielen (Textfigur 1). So sparte ich mir die Mühe, vergeblich eine große Anzahl von Därmen auf Schnitten zu durchsuchen. Die 5 μ dicken Schnittserien wurden mit verdünntem DELAFIELDschen Hämatoxylin, HEIDENHAINschem Eisenhämatoxylin, BORRELscher Mischung (Magentarot-Pikroindigokarmin) und einer Anzahl andrer Färbungen behandelt. Für die Untersuchung der feineren Details erwies sich nur die einfache Hämatoxylinfärbung als geeignet; die übrigen Färbungen wurden nur verwandt, um etwaige Beziehungen der beobachteten Zelleinschlüsse mit schon anderweitig beobachteten und entsprechend gefärbten degenerativen oder parasitären Gebilden aufzudecken.

1. Das normale Darmepithel.

Wie Querschnitte durch beliebige Gegenden des Darmes von *Ascaris* zeigen (Textfigur 2), besteht er aus einer einzigen Lage von Zylinderepithel, das nach außen von einer derben, tangential geschichteten Basalmembran umgeben ist, während nach dem Lumen des Darmes hin ein meist undeutlicher Stäbchensaum die Zellen abschließt. Je nach ihrer Lage zu der Mittellinie des abgeplatteten Darmes besitzen diese Zellen verschiedene Höhe, was besonders in seinem ersten Drittel auffällt. Das Lumen des Darmes ist, wohl infolge der Aufnahme von überwiegend flüssiger Nahrung, äußerst verengt, so daß rechts und links die ventralen und dorsalen Wände mit scharfer Biegung ineinander übergehen. An diesen Übergangsstellen sind die Zellen am kleinsten, durchschnittlich 7 μ breit und

50 μ hoch, während in der Gegend der Mittellinie sich außerordentlich hohe Zellen finden. Sie erreichen dort eine Länge von 130 μ und eine Breite von 12 μ. Entsprechend der Differenz in der Größe der ganzen Zellen finden sich Unterschiede in den Maßen der zugehörigen Kerne. Aber nicht nur in Maßen unterscheiden sich die »Winkelzellen« von den median gelegenen. Augenscheinlich sind auch die Vorgänge ihres Stoffwechsels andere, wenn auch vielleicht nur quantitativ abweichende. Bekanntlich spielt das Glykogen im Energieumsatz von *Ascaris* eine große Rolle (WEINLAND 1902), indem es dem Parasiten es ermöglicht, bei völliger Abwesenheit von Sauerstoff zu existieren. Das Glykogen wird dabei in einfachere Verbindungen (Kohlensäure und Valeriansäure) gespalten, und die dabei

Textfig. 2.



gewonnene Energie spielt die Rolle der bei Aërobionten durch die O_2-Atmung frei werdenden.

Mit der BESTschen Kaliumkarminfärbung kann man nun nach Fixierung mit CARNOY oder Alk. abs. leicht die Verteilung des Glykogens innerhalb des Darmepithels sichtbar machen. Es zeigt sich dabei, daß in den medianen Zellen ein mehr oder weniger ausgedehntes, feines Netz von Glykogen sich findet (Tafel IV, Fig. 14), wie es auch schon in Leberzellen beobachtet worden ist (ARNOLD 1908), während die Winkelzellen das Glykogen meist in Form von groben Klumpen und Schollen aufweisen (Tafel IV, Fig. 15). (Ich möchte hier bemerken, daß in den Fig. 14—16 der Tafel IV der bläuliche Ton der Hämatoxylinvorfärbung mit Rücksicht auf die Reproduktion durch Grün ersetzt ist). Es ist vielleicht erwähnenswert, daß die Ansicht (ARNOLD 1908), das Glykogen trete normalerweise nie innerhalb des Kerns auf, sondern nur bei der Amyloiddegeneration der Leber, für *Ascaris* jedenfalls nicht aufrecht zu erhalten ist. Ich hatte

Gelegenheit zu beobachten, daß bei einem Darm, dessen Zellplasma sehr glykogenarm war, sich in dem Kern einer jeden Medianzelle ein kleiner Tropfen von Glykogen fand (Tafel IV, Fig. 16), der nach den Winkelzellen zu immer kleiner wurde und schließlich nicht mehr aufzufinden war. Um sicher zu sein, daß die mit dem Bestschen Gemisch rotgefärbten Gebilde wirklich Glykogen darstellten, färbte ich weitere Präparate aus derselben Darmregion nach Einwirkung von Speichel. Es war darnach regelmäßig keines der beschriebenen Gebilde mehr nachzuweisen. Daß in solchen Präparaten, in denen das aufgespeicherte Glykogen durch fermentative Spaltung herausgelöst war, keine Lücken im Plasma zu beobachten waren, spricht dafür, daß die Glykogenanhäufungen als Infiltrationen des Plasmas auftreten können.

Die Extreme, welche die Winkel- und Medianzellen aufweisen, sind durch Zwischenstufen miteinander verbunden. So sind z. B. oft die im Plasma diffus oder mehr den Zellgrenzen genähert sich findenden Chromidialbrocken (Tafel III, Fig. 67 br.), auf die ich noch näher eingehen werde, in den Medianzellen am stärksten entwickelt, während sie, allmählich abnehmend, in den Winkelzellen ganz fehlen können. Ebenso verhält es sich mit gewissen granulären Einschlüssen. Und endlich erstreckt sich dieser Unterschied auch auf die Degeneration, die in viel stärkerem Maße an den Winkelzellen zu beobachten war und dort gewisse Abweichungen in ihrem Verlauf gegenüber der in den Medianzellen erkennen ließ.

Eine kurze Schilderung der normalen Darmepithelzellen wird vielleicht zum besseren Verständnis der Degeneration beitragen und die Beurteilung ihrer Erscheinungen erleichtern. Ich kann mich in dieser Beschreibung in der Hauptsache an Goldschmidt anschließen, der den eben erwähnten Chromidialapparat an diesem Objekt zuerst beschrieben hat (Goldschmidt 1905).

Der Kern besitzt — je nach seiner Zugehörigkeit zu einer Winkel- oder Medianzelle — eine Größe von 7 oder 9 μ im Durchmesser. Er weist ein chromatinarmes Kernnetz auf, indem die Hauptmasse des Chromatins in und um den Nucleolus sich vereinigt findet. Ich beobachtete in der Regel nur einen solchen chromatischen Nucleolus (Tafel II, Fig. 67a), während Goldschmidt das Vorhandensein von zwei oder drei kleineren Nucleolen als Norm bezeichnet. In den von mir beobachteten Fällen war bei Vorhandensein von zwei Nucleolen der Kern vergrößert und wohl in den Vorstadien einer später noch zu erwähnenden Kernzerstücklung.

Oft kann man an dem normalen Kern schon erkennen, daß der Nucleolus aus einer mit Hämatoxylin nicht ganz intensiv sich färbenden Substanz besteht, um die sich ein Kranz, richtiger eine Kugelschale von stark chromatischen Brocken legt. Bei der Degeneration wird diese Komplexität des Nucleolus noch deutlicher.

Der Kern liegt, wie Fig. 67, Tafel III zeigt, dem peripheren Rande des Darmquerschnittes sehr genähert; zwischen ihm und dem an die äußere Cuticula anschließenden Ende der Zelle findet sich ein in seiner Form und in dem Grade seiner Ausbildung äußerst wechselnder Chromidialapparat (Tafel III, Fig. 67*b*). Er stellt ein System von mäßig färbbaren Balken und Strängen dar, die mit feinen Ausläufern in das ziemlich grobmaschig erscheinende Plasma übergehen. GOLDSCHMIDT beschreibt ihn als aus einer Anzahl paralleler Stäbchen bestehend und vergleicht ihn mit den in manchen Zellen beobachteten Basalfilamenten. (SOLGER 1896, GARNIER 99). Daß ich ihn in dieser Form nicht habe beobachten können, ist wohl die Folge seiner großen, durch den jeweiligen Funktionszustand bedingten Variabilität (vgl. Tafel III, Fig. 67, 59, 62, 63, 65, 86—88). In engem Kontakt mit dem Kern habe ich ihn nie finden können. Ebensowenig habe ich Beziehungen zwischen ihm und den übrigen Gebilden chromidialer Natur in den Darmzellen zu beobachten vermocht. Anders verhält es sich mit dem zweiten, ebenfalls schon von GOLDSCHMIDT beschriebenen Chromidialapparat, der sich unterhalb des Stäbchensaumes findet, welcher die Zellen nach dem Lumen des Darmes hin abschließt (Tafel III, Fig. 67*s*). Er und die im ganzen Plasma der Zelle verteilten Chromidialbrocken und -stränge stehen in einem augenscheinlichen Zusammenhang. Es macht den Eindruck, als ob von ihm die Bildung dieser Brocken ausginge, eine Auffassung, zu der schon GOLDSCHMIDT auf Grund der gleichen Beobachtungen gekommen ist. Auch ich konnte oft bemerken, wie dieser Chromidialsaum nach dem Innern der Zelle hin in Zipfel ausgezogen war, die sich eine Strecke weit in das Plasma fortsetzen können oder, wie Tropfen einer zähen Flüssigkeit am freien Ende keulenförmig verdickt, sich von der übrigen Masse loszulösen schienen, mit der sie nur noch durch eine dünne Verbindung in Zusammenhang standen (Tafel III, Fig. 67, 85, 88). Solche Stränge und Brocken nun, wie sie sich hier von dem Saume loszulösen scheinen, finden sich in wechselnder Größe, Form und Anzahl zwischen Kern und Darmlumen im Plasma verteilt, oft auch den Zellgrenzen angeschmiegt. Sie sind aber kein integrierender Bestandteil der Zelle und können

vollständig fehlen, besonders in den Winkelzellen, während der Chromidialsaum in den normalen Zellen nie vermißt wird, sondern nur in Ausdehnung, Struktur und Intensität der Färbung Unterschiede aufweist. Auf den engen, ursächlichen Zusammenhang zwischen den Veränderungen dieser färbbaren Gebilde und dem jeweiligen Funktionszustand der Zellen konnte ich nicht näher eingehen.

Auf Grund von gelegentlichen Untersuchungen an einer andern *Ascaris*-Art *(Asc. ensicaudata)* sucht VEJDOWSKY (1907) die von GOLDSCHMIDT für *Asc. lumbricoides* und *megalocephala* beschriebenen Chromidialapparate als Kunstprodukte zu erklären, die den von ihm selbst für die Zellen von *Asc. ensicaudata* dargestellten Gerüstfasern entsprechen sollen: »Kurzum, der von GOLDSCHMIDT beschriebene Chromidialapparat stellt infolge der gewaltsamen Einwirkung der angewandten Versuchsreagentien stark verletzte und zerrissene Fäden des »normalen« fädigen Gerüstapparates dar . . .«, so heißt es in seiner Arbeit.

Da ich Gelegenheit hatte, das Vorhandensein eines Chromidialapparates in den Darmepithelzellen von *Asc. lumbricoides* in allen wesentlichen von GOLDSCHMIDT angeführten Punkten zu bestätigen, so möchte ich etwas näher die VEJDOWSKYschen Einwände besprechen.

Zunächst beweist der Umstand, daß VEJDOWSKY bei *Ascaris ensicaudata* keine den hier beschriebenen Gebilden ähnliche Strukturen gefunden hat, nichts gegen ihr Vorkommen bei *Asc. lumbricoides*. Auch *Asc. megalocephala* besitzt nach GOLDSCHMIDTS eigner Angabe in ihrem funktionierenden Darmepithel keinen dem von *Ascaris lumbricoides* entsprechenden Chromidialapparat. Nach VEJDOWSKY stellen die von GOLDSCHMIDT (und jetzt von mir) an diesen Zellen beobachteten Gebilde »nur proximale und distale Teile der Gerüstfasern, aber in ganz verändertem Zustand . . .« dar. Das Zustandekommen dieser totalen Veränderung schreibt VEJDOWSKY für die von GOLDSCHMIDT beschriebenen Fälle dem der Fixierung vorhergegangenen Tetanisieren und Zerstückeln der Tiere zu. In meinem speziellen Falle waren solche schädigenden Einflüsse ausgeschlossen. Der Darm war durch Herauspräparieren jeder gewaltsamen Verbiegung, Zerrung oder Zusammenpressung entzogen — und doch waren sämtliche »Fadensysteme« wieder zerrissen, eben weil die hier beobachteten Gebilde etwas ganz andres sind als die von VEJDOWSKY beschriebenen Gerüstfasern, wie ja nach VEJDOWSKYS eigner Angabe ». . . die Anordnung der Stützfibrillen sowohl in den

Darmzellen als Muskelzellen (— bei *Asc. ensicaudata* —) nicht im mindesten an die stark gefärbten, verschlungenen Stränge von *Asc. megalocephala* und *lumbricoides*, wie sie von Goldschmidt beschrieben und abgebildet wurden, erinnern.« — Müssen deshalb zwei verschiedene Gebilde, die »nicht im mindesten« an einander erinnern, einander entsprechen und das eine eine künstliche Verunstaltung des andern darstellen, weil, was an der einen *Ascaris*-Art zu beobachten war, in entsprechenden Zellen einer andern Art in entsprechender Form sich nicht hat auffinden lassen?

Die genannten färbbaren Gebilde mußten hier ihre Erwähnung finden, weil es sich bei der beobachteten Degeneration teilweise um das Auftreten mehr oder weniger stark färbbarer Einschlüsse handelt, an deren Ableitung von einer Verklumpung dieses Chromidialapparats gedacht werden könnte. Es ist in dieser Hinsicht aber nur der basale Chromidialapparat (Tafel III, Fig. 67*b*) von Bedeutung, da die übrigen Bestandteile, wie es sich des weitern zeigen wird, an der Degeneration nicht beteiligt sind und auch durch dieselbe in ihrem Auftreten nicht mehr beeinflußt werden, als man es erwarten muß von Gebilden, die wohl nur der Ausdruck normaler Stoffwechselvorgänge innerhalb der Zelle sind.

Zu einer so bestimmten Verneinung direkter Beziehungen zu den degenerativen Erscheinungen konnte ich nicht gelangen inbetreff gewisser granulärer Einschlüsse des Zellplasmas. Ich will hier ganz unentschieden lassen, ob es sich um präformierte Granula oder nur um granuläre Fällungen irgend welcher in der lebenden Zelle gelöster Substanzen handelt, und nur ihre Lokalisation im fixierten Präparat berücksichtigen. Daß ich hier zu keiner sicheren Scheidung gelangt bin zwischen normalen Bestandteilen oder Stoffwechselprodukten der Zelle und bei der Degeneration auftretenden granulären Einschlüssen, liegt zum Teil an der Schwierigkeit, vielleicht Unmöglichkeit, mit den jetzigen Mitteln eine sichere färberische Analyse, besonders was Granula betrifft, zu erzielen. Genügt ja oft ein geringer Größenunterschied innerhalb gleichartiger Granula, um bei Kontrastfärbungen eine große und kleine Körnchen scheidende Färbung zu verursachen (Fischer 1899). Ich mußte mich daher auf die Berücksichtigung der rein morphologischen Beziehungen ihres Auftretens zu dem degenerativer Einschlüsse beschränken und, wo diese fehlten, mich eines Urteils über die Zusammengehörigkeit der Gebilde enthalten. Die in Frage kommenden Granula finden sich diffus im Plasma verstreut, stets in Vacuolen, meist jedes einzelne

in einer eigenen. Ihre Färbbarkeit mit Hämatoxylin ist äußerst wechselnd, ebenso ihre Anzahl. Ein meist vorhandener centraler, ungefärbt erscheinender Fleck sowie ihre starke Refraktionskraft deuten auf eine größere Dichte als die des umgebenden Plasmas. Da ich ähnliche Granula auch in normalen Zellen angetroffen habe, so ist es wahrscheinlich, daß wir es hier mit Einschlüssen von sehr verschiedener chemischer Natur zu tun haben. Bei den normalen Zellen könnte man an Zymogenkörner denken, deren Auftreten gleich dem der Chromidialstränge mit der wechselnden Assimilationstätigkeit der Zellen in Zusammenhang steht.

Nach dieser kurzen Übersicht über die normalen Bestandteile der Darmepithelzellen will ich zu den Veränderungen übergehen, die das mikroskopische Bild der ganzen Zelle oder einzelner Formbestandteile durch die fortschreitenden degenerativen Prozesse erleidet.

2. Verbreitung und allgemeiner Habitus der Degeneration.

Unter sämtlichen in der oben beschriebenen Weise durchmusterten Därmen fand sich nur einer, der die zu beschreibenden degenerativen Vorgänge in so hohem Maße zeigte, daß fast in jedem Schnitt einige Degenerationsstadien sich fanden. Ganz vereinzelte degenerierende Zellen konnte ich bei längerem Suchen in jedem Darm auffinden. Für die nähere Untersuchung waren so vereinzelte Fälle aber untauglich.

Innerhalb des einen stark degenerativ veränderten Darms wiederum waren es, wie schon erwähnt, besonders die Winkelzellen, in denen die beobachteten Einschlüsse auftraten (Textfigur 2). Der ganze Darm erschien nach Vorfärbung mit Boraxkarmin bei schwacher Vergrößerung in Zedernöl betrachtet in den veränderten Epithelpartien rot gesprenkelt, und zwar machte es den Eindruck, als handele es sich um voneinander getrennte, aber nicht scharf begrenzte Degenerationsherde (Textfigur 1). Bei der großen Durchsichtigkeit des schwach gefärbten Darmes war es leicht, auch die vereinzelten, in den Medianzellen auftretenden Degenerationen zu erkennen.

3. Die speziellen Erscheinungen der Degeneration.

Bei näherer Untersuchung lassen sich an den degenerativen Erscheinungen zwei Formen unterscheiden, die durch keinerlei Zwischen-

stufen miteinander verbunden sind und von denen mit wenigen Ausnahmen in ein und derselben Zelle nur die eine oder die andre anzutreffen ist. Ich will diese beiden Formen nach dem Ort ihres Auftretens als die nucleäre und die cytoplasmatische Degeneration bezeichnen. Vielleicht durch dieselben Ursachen hervorgerufen und nur durch nebensächliche Umstände in ihrer Lokalisation bestimmt, bieten diese beiden Degenerationen doch in beiden Fällen ein ganz verschiedenes Bild, indem in dem einem Falle der Kern degeneriert und dadurch die ganze Zelle funktionsunfähig wird, im andern Falle innerhalb des Plasmas degenerative Einschlüsse auftreten, während der Kern normal bleibt und in den weitaus meisten Fällen regulatorische Vorgänge den Untergang der ganzen Zelle zu verhindern imstande sind. Wenn auch die Degeneration im einzelnen mancherlei Varianten aufweist, so ist sie doch in den wesentlichen Zügen stets übereinstimmend genug, um den Versuch einer einheitlichen Schilderung ihres Verlaufes zu rechtfertigen. Ich werde deshalb zugunsten der Übersichtlichkeit von den aberranten Erscheinungen vorläufig absehen und erst später ihre etwaige prinzipielle Übereinstimmung mit den typischen Degenerationsformen aufzudecken suchen.

Fast immer sind die degenerierenden Kerne leicht daran kenntlich, daß sie die normalen an Größe in wechselndem Grade übertreffen und aus der regelmäßigen Lage nahe der Peripherie des Darmquerschnittes mehr oder weniger nach dem Lumen hin verlagert sind (Tafel II, Fig. 1*b*). Das mit den fortschreitenden Veränderungen Hand in Hand gehende Wachstum der Kerne werde ich nicht im einzelnen Falle mehr betonen. Es ergibt sich ohne weiteres aus dem Vergleich der bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Bilder (ausgenommen Fig. 28—32!), besonders der Fig. 1*a* und 54. Und zwar beruht dieses Wachstum, wie sich im einzelnen zeigen wird, nicht auf Flüssigkeitsaufnahme, sondern auf Substanzwachstum der Kernbestandteile.

Hin und wieder, wenn die Kerne erst auf etwa das Doppelte ihrer normalen Größe angewachsen sind und noch ihre normale Struktur zeigen, kommen auch Kernzerstückelungen vor, wodurch Zellen mit zwei dicht beieinanderliegenden Kernen zustande kommen (Fig. 73a—e und 74, Tafel III). Die Fälle, in denen sich Zellen mit einem normalen und einem degenerierenden Kern oder mit zwei degenerierenden Kernen fanden, glaube ich von solchen Kernzerstückelungen herleiten zu dürfen (Fig. 74 und 79, Tafel III). Solche wohl auch oft als Amitosen bezeichneten Formen der Kernvermehrung sind

in Epithelien nichts Ungewöhnliches. Vielleicht ist ihr Auftreten in diesem Falle und das Degenerieren des einen Teilstückes als ein regulatorischer Vorgang anzusehen, indem der übermäßig angewachsene Kern sich gewissermaßen differenziert in einen ständig funktionsfähig bleibenden und einen durch seine Degeneration die Zelle nun nicht mehr gefährdenden Teilkern. Welches von beiden Teilstücken funktionsfähig bleibt, welches degeneriert, das hängt vielleicht nur von ihrer Lage innerhalb der Zelle und den dadurch modifizierten Beziehungen zum Plasma ab. Immer ist das Endresultat jedenfalls nicht dem Bestande der ganzen Zelle günstig. Das beweisen die nicht zu seltenen Fälle, in denen gleich große und in dem Degenerationsgrad manchmal genau übereinstimmende Kerne in einer Zelle sich finden, die nun auch als funktionsunfähiges Glied aus dem Epithelverband sich loslöst (Fig. 72, 81, Tafel III).

Diese Erscheinungen könnten als Übergangsstufen angesehen werden von indirekten, durch Kernwachstum veranlaßten Kernteilungen zu Kernhypertrophie bei unterbleibender Teilung, wie sie R. Hertwig (1904) für *Actinosphaerium* beschreibt. Es heißt dort: »Unter normalen Verhältnissen, bei denen es keine Nucleoli gibt, führt das Anwachsen der Kernsubstanzen bei *Actinosphaerium* zu typischen indirekten Kernteilungen und somit zur Kernvermehrung. Ändert sich der Stoffwechsel der Tiere und entwickeln sich echte Nucleoli, so hört die Kernvermehrung auf und wird die Massenzunahme der Kernsubstanz durch Größenwachstum der Einzelkerne herbeigeführt.« Während also bei *Actinosphaerium* nur die Wahl gelassen ist zwischen indirekten Kernteilungen, die zwei normale Kerne liefern, und hypertrophischer Degeneration des ganzen, nicht sich teilenden Kerns, finden wir hier Kernzerstückelungen, bei denen meist die eintretende Degeneration auf den einen Kern beschränkt bleibt. Ich werde noch des öfteren im Verlaufe meiner Schilderungen auf diese Arbeit Hertwigs zurückzukommen haben.

a) Die nucleäre Degeneration.

Die Anfänge der nucleären Degeneration machen sich an dem chromatischen Nucleolus bemerkbar. Sie führen zunächst zu einer Sonderung in eine mit Hämatoxylin intensiv sich färbende, unregelmäßig geformte Komponente, das Chromatin, und in einen im schwach bläulichen Ton der echten Nucleolarsubstanz erscheinenden, stets regelmäßig kugelig geformten Teil (Tafel II, Fig. 2). Während auf diesen frühen Stadien außer der eigentlichen Hauptmasse des Chromatins

noch kleinere Brocken der gleichen, stark färbbaren Substanz über die Oberfläche des stark wachsenden, nur schwach gefärbten Nucleolus verstreut sein können (Fig. 3), ist später die Sonderung eine vollständige und führt zu einer getrennten Lage der beiden Komponenten während ihres allmählichen Wachstums im Verlauf der Degeneration (Fig. 5). Das Chromatin nimmt zwar auch an Masse zu, aber nicht entfernt in dem Grade, wie die Nucleolarsubstanz. Noch ein dritter Bestandteil des Kerns, das Liningerüst, beginnt nun zu wachsen. Die bisher nur spärlichen Stränge oder Wabenwände werden zahlreicher und rücken dichter aneinander, bis sie schließlich den ganzen Binnenraum des Kerns ausfüllen, die in wechselnder Anzahl vorhandenen Nucleolen umschließend. Das Chromatin findet sich dann in einen oder mehrere Klumpen konzentriert nach der Oberfläche des Kerns verdrängt (Fig. 5, 6, 20), wo es später oft in Form von halbkugelig der Kernmembran adhärierenden Tropfen beobachtet werden kann (Fig. 10, 12, 18, 19). Auf diesen Stadien ist der Zusammenhang des Kernnetzes mit der Membran gelockert, was darin zum Ausdruck kommt, daß die zu einer einheitlichen, oft nur noch undeutlich alveolär strukturierten Masse verdichtete Lininsubstanz sich um den Nucleolus zusammenzieht, wobei sie mit der Kernmembran nur noch durch feine, aber oft sehr zahlreiche Fäden in Verbindung bleibt (Fig. 7—12). Es ist wohl in den meisten Fällen dieses Bild der Ausdruck einer von der Fixierungsflüssigkeit hervorgerufenen Schrumpfung. Aber auch als Kunstprodukt ist sie bemerkenswert, da sie nur auf bestimmten Stadien zu so extremer Ausbildung gelangt und dadurch für diese Stadien charakteristisch wird. Ich komme auf diesen Punkt noch einmal zurück. Ein Umstand spricht besonders dafür, daß im lebenden Gewebe das Kernnetz auch auf diesen Stadien noch den ganzen Kernraum ausfüllt: oft findet man, wie schon erwähnt, das Chromatin der Kernmembran angeschmiegt und halbkugelig in das Innere des Kerns vorragend. Nun ist fast immer auch bei stark kontrahiertem, verdichtetem Kernnetz an der Oberfläche desselben genau an der Stelle, die der Anlagerungsstelle der Chromatinklumpen entsprechen würde, eine deutliche Delle zu beobachten (Fig. 8—12, 19), die unverständlich wäre, wenn man im Moment der Fixierung die als schaumige Flüssigkeit aufzufassende Lininsubstanz als nicht in Zusammenhang mit der Kernmembran voraussetzen wollte. Auf den letzten Stufen der Kernhypertrophie endlich ist diese Kontraktion wieder in viel geringerem Grade vorhanden. Die dem Kernnetz entsprechende Substanz ist dann fast homogen und strukturlos

geworden (17—19). Es stellen also die Zustände mit starker Kontraktion Übergangstadien in der Dichte der Lininsubstanz dar. Das Alveolensystem ist hier schon zu dicht geworden, um einen plötzlichen Flüssigkeitsverlust der Waben durch die Fixierung ohne Schrumpfung zu ertragen, wie das bei dem normalen Liningerüst mit seinen spärlichen Strängen noch möglich ist, während andererseits die Substanz noch nicht flüssigkeitsarm und als Ganzes gerinnungsfähig genug ist, um ohne osmotische Beeinflussung bei der Fixierung ihren Umfang nahezu beizubehalten. Das ist augenscheinlich erst in den letzten Stadien ihres Wachstums und ihrer Verdichtung möglich.

Der Nucleolus hat seine definitive, abnorme Größe meist schon erreicht zu einer Zeit, in der der Kern noch nicht übermäßig angewachsen ist, das Kernnetz ziemlich locker erscheint und den Kernraum vollständig ausfüllt (Fig. 5). Die weiteren Veränderungen sind nicht mehr spezifisch für die verschiedenen Teile des Kerns. Sie bestehen, abgesehen von dem Wachstum, in einer Zunahme der Färbbarkeit, die besonders stark den Nucleolus trifft, aber sich auch auf das verdichtete Kernnetz und die Kernmembran ausdehnt (Fig. 12). In manchen Fällen erlangt der Nucleolus einen so hohen Grad von Färbbarkeit wie das Chromatin (Fig. 13). Da aber bei solchen Kernen die oberflächlich gelagerten Chromatinklumpen fehlten, so nehme ich an, daß hier die sonst zu Beginn der Degeneration erfolgende Trennung der chromatischen und nucleolaren Komponente unterblieben ist und der abnorm große chromatische Nucleolus durch eine Mischung beider entstand.

Eine dritte Modifikation gibt sich kund in solchen Bildern, wo in dem angewachsenen und verdichteten Kernnetz ein besonderer Nucleolus nicht mehr zu erkennen ist. Die ursprüngliche Lininsubstanz ist zu einer homogenen, mehr oder weniger stark färbbaren Masse geworden (Fig. 16—19). Es macht den Eindruck, als habe die Nucleolarsubstanz sich diffus in ihr verteilt (Fig. 14—16) und habe durch ihre eigene zunehmende Färbbarkeit dem ganzen Gebilde seinen auffallend dunklen Farbenton verliehen.

Das gemeinsame Auftreten von Chromatin und Nucleolarsubstanz im normalen Nucleolus, das zeitweilige Ausbleiben ihrer Trennung und ihr gemeinsames Wachstum bei der Degeneration sowie schließlich am meisten die Zunahme des anfänglich nur schwach bläulichen echten Nucleolus an Färbbarkeit und die an Chromatin erinnernde färberische Reaktion, zu der er bei seiner Auflösung das ganze Kerngebilde zu befähigen scheint, alles das deutet vielleicht darauf

hin, daß eine genetische Beziehung herrscht zwischen Nucleolarsubstanz und Chromatin. Es ist das ein Gedanke, der schon oft ausgesprochen worden ist. Ich setze dabei voraus, daß es begründet ist, gleiche Färbbarkeit als Ausdruck gleicher chemischer Natur aufzufassen, wenn auch noch morphologische Beziehungen, wie in diesem Falle, dazukommen: das ursprünglich vorhandene Chromatin findet sich in oder um den Nucleolus lokalisiert; und ebenso verfärbt sich der Nucleolus sekundär chromatisch und teilt diese Färbbarkeit den übrigen Kernbestandteilen mit.

Vergleicht man die Größe der normalen Kerne mit der der hypertrophierten auf ihren letzten, stark färbbaren Stadien, so erkennt man (Fig. 1a u. 19), daß das Wachstum ein sehr beträchtliches ist. Der Durchmesser der Kerne ist auf mehr als das Doppelte, in Fig. 54 sogar über das Dreifache angewachsen, das Volumen also auf das 8- bis 27fache des normalen Betrages. Für die Substanzzunahme bietet freilich die Kerngröße noch keinen zuverlässigen Maßstab, da zwar Chromatin und Nucleolarsubstanz mit ihrem Substanzwachstum zugleich Volumvergrößerung zeigen, das Kernnetz aber, ohne einen größeren Raum einzunehmen, durch Verdichtung seines Maschenwerks substanzreicher werden kann. Der substanzielle Wachstumsquotient würde also die oben angeführten Zahlen noch überschreiten, da eine solche Verdichtung des Liningerüsts stattfindet.

Die bisher beschriebene Form der Kerndegeneration weist viele Ähnlichkeiten auf mit den nach R. Hertwig (1904) bei der physiologischen Degeneration von *Actinosphaerium* auftretenden Riesenkernbildungen. *Actinosphaerium* wie *Ascaris* besitzen einen Amphinucleolus (W. Waldeyer) d. h. einen Nucleolus, in dem Chromatin und echte Nucleolarsubstanz eng miteinander verbunden sind, also das, was bei Protozoen auch als Karyosom bezeichnet wird. Hertwig unterscheidet nun nucleolare und chromatische Riesenkerne, die aber durch Übergangsformen miteinander verbunden sind. Er schildert den Beginn der zu nucleolaren Riesenkernen führenden Degeneration folgendermaßen: »Bei einigen Kernen ist in der Chromatinrosette eine Sonderung der chromatinhaltigen Nucleolarmasse von chromatinfreien Teilen eingetreten; letztere bilden einen einzigen, manchmal auch zwei rundliche, von Flüssigkeitsblasen durchsetzte Körper« (— auf diese Vacuolisierung ebenso wie auf das Auftreten mehrerer Nucleolen komme ich noch später zurück —), »die in die Chromatinrosette eingelagert sind und sich von ihr durch geringere Färbbarkeit unterscheiden.« Wie in unserm Falle, so auch hier also eine

Sonderung in Chromatin und Nucleolarsubstanz. Weiter heißt es: ». . . Die Nucleoli fangen an enorm zu wachsen . . .« »Bei dem Wachstum nimmt die Färbbarkeit der Nucleolarmasse wieder zu . . . immerhin bleibt ein Unterschied zwischen Nucleolarmasse und dem von der Modifikation nicht betroffenen Rest der Chromatinrosette bestehen.« Und endlich: »Die nucleolaren Riesenkerne . . . nehmen sogar Chromatin auf, so daß ihre Nucleolarkörper sich schließlich ganz intensiv in Karmin färben«. Soviel, was das Wachstum und die nachträgliche chromatische Veränderung der Nucleolarsubstanz betrifft. Nun das Chromatin: »Eine Zunahme des nicht in die Nucleolarmetamorphose einbezogenen Chromatins hat unzweifelhaft stattgefunden. . . .« »Wenn auch die Zunahme nicht in gleichem Maße erfolgt ist wie bei den Nucleolarkörpern, so ist sie doch immer noch sehr bedeutend.« Auf die Ähnlichkeit beider Degenerationen brauche ich wohl nicht im einzelnen aufmerksam zu machen. Ich möchte aber auf einige Abweichungen hinweisen, weil diese den Übergang bilden zu den von Hertwig als »chromatische Riesenkerne« bezeichneten Formen. Bei den nucleolaren Riesenkernen von *Actinosphaerium* geht das Nucleolenwachstum so weit, daß »das Kernreticulum nach der Peripherie zusammengedrängt wird und vollkommen schwindet«, während bei *Ascaris* die Nucleolen nur ein begrenztes Wachstum zeigen und dafür das Kernnetz selbst an Masse zunimmt. Darin zeigt sich wieder eine Übereinstimmung mit den chromatischen Riesenkernen. Die Sonderung in chromatinhaltige und chromatinfreie Teile unterbleibt dort. Das Wachstum ergreift die gesamte Chromatinrosette und das Kernreticulum. Das letztere wächst besonders intensiv, wird dichter und umfangreicher. Das Reticulum wächst stärker als die Chromatinrosette. Von den bei *Actinosphaerium* selbst sich findenden Zwischenstufen zwischen nucleolaren und chromatischen Riesenkernen sagt Hertwig: »In der Tat gibt es Übergänge zwischen beiden, Übergänge, die sich dadurch charakterisieren, daß die Nucleolarkörper zwar vorhanden sind, aber sich nur in beschränktem Maße vergrößern, daß dagegen das Kernreticulum und die Chromatinrosette eine Substanzzunahme erfahren.« Es sind das die Stadien, die wohl am meisten den bei *Ascaris* beobachteten Degenerationsformen entsprechen. Der normale Stoffwechsel der Zelle, der seinen Ausdruck findet in der Erhaltung des normalen Größenverhältnisses ihrer Bestandteile, besonders des Kerns, ist augenscheinlich in beiden Fällen in ganz ähnlicher Richtung abgeändert, was dann zur Folge hat, daß an den analogen Formbestandteilen die

gleichen im Verhältnis zueinander unharmonischen Wachstums- und Degenerationserscheinungen auftreten.

Hertwig erwähnt, daß anstatt des einen Nucleolus mehrere auftreten können und daß die Nucleolen vacuolisirt erscheinen. Auch dazu findet sich das Analogon bei *Ascaris*.

An Kernen, die im übrigen noch einen normalen Eindruck machten, habe ich das Auftreten mehrerer Nucleolen nicht beobachten können. Es ist mir daher nicht möglich anzugeben, ob sie getrennt entstehen oder erst später aus dem einheitlichen Nucleolus durch Zerfall hervorgehen. Wahrscheinlicher ist das letztere, da der chromatische Nucleolus, von dem die echten Nucleolen ihre Entstehung nehmen, einheitlich ist, bis auf die wenigen Fälle, die auf den Beginn einer Kernzerstückelung deuteten.

Unterschiede im Degenerationsverlauf ergeben sich kaum bei dem Vorhandensein mehrerer Nucleolen (Fig. 20—22). Vielleicht infolge stärkerer Substanzeinlagerung in das Kernnetz von seiten der Nucleolen zeigt dieses meist keine so starke Kontraktion bei der Fixierung wie bei nur einem Nucleolus. Ebenso ist die chromatische Verfärbung eine intensivere (Fig. 23—25). Beides könnte man daraus zu erklären suchen, daß die wohl bei der Umwandlung und Stoffabgabe besonders in Betracht kommende Oberfläche der Nucleolen durch Vermehrung ihrer Anzahl weit rascher wächst, als dies bei dem Wachstum eines einzigen Nucleolus der Fall ist. Von besonderem morphologischen Interesse sind nur einige Fälle, bei denen die Nucleolen in den Endstadien der Degeneration so oberflächlich gelagert sind, daß sie, wenn das verdichtete Kernnetz sich von der Kernmembran zurückzieht, als deutlich halbkuglige Erhebungen über die Oberfläche der den Kernraum fast ganz ausfüllenden Masse hervorragen (Fig. 26 und 27). Bei Doppelfärbungen bieten diese Kerne große Ähnlichkeit mit Vermehrungsstadien parasitärer Protozoen (vgl. Tafel IV, Fig. 12).

Außer der chromatischen Verfärbung und schließlichen Verteilung im Kernnetz können die Nucleolen noch eine weitere Veränderung erfahren, die ich als die Bildung von »Ringnucleolen« bezeichnen möchte. Genau genommen handelt es sich natürlich nicht um Ringe, sondern um Hohlkugeln, Tropfen mit großer centraler, farbloser Vacuole, die aber im optischen Schnitt den Eindruck von Ringen machen. Bald sind es kleinere Formen, deren Wand kompakt erscheint, bald, wenn der Nucleolus größere Dimensionen aufweist, ist die den »Ring« darstellende Kugelschale ihrerseits auch noch in wechselndem Grade vacuolisiert (Fig. 37—54). Es finden sich bald

eine oder einige größere Ringnucleolen, bald eine ganze Anzahl kleiner in einem Kern verstreut (Fig. 37, 43). Die färberische Reaktion entspricht bei den größeren derjenigen der echten Nucleolarsubstanz, während die kleineren Formen ein bis zum Farbenton des Chromatins gehendes Verhalten Hämatoxylin gegenüber zeigen (Fig. 45, 46), also wieder das gleiche Übergehen der einen färberisch charakterisierten Substanz in die andre, wie wir es schon bei den einfachen, kompakten Nucleolen kennen gelernt haben. Besonders deutlich wird dieser Wechsel bei Doppelfärbungen mit einem »spezifisch« das Chromatin färbenden Bestandteile (z. B. BORRELsche Färbung), weil hier oft ohne Abstufungen in der Färbung (die die einfache Hämatoxylinfärbung für das Auffinden der Übergangsstadien und damit der Zusammengehörigkeit der Extreme so wertvoll macht), bald die chromatische, bald die nucleolare Farbreaktion allein zur Geltung kommt.

Es ist schwer, bei dem Mangel unsrer Kenntnisse von den stofflichen Umsetzungen innerhalb des Kerns und von den Beziehungen seiner Teile zueinander sich eine bestimmte und begründete Vorstellung von der Bedeutung dieser Bilder zu machen. Es scheint sich hier um eine nachträgliche Auflösung der übermäßig angewachsenen Nucleolen zu handeln, die, je nachdem in welchem Stadium des Nucleolenwachstums sie einsetzt, und je nachdem ob ein oder mehrere Auflösungsherde innerhalb der Nucleolen auftreten, zu den mehr oder weniger komplizierten Vacuolisationsbildern führt. OBST (1899) beschreibt bei *Dolomedes fimbriatus* und *Limax maximus* ganz ähnliche Vacuolisierungen an den Kernkörpern der betreffenden Eier und kommt ebenfalls zu der Auffassung, daß die dabei entstehenden typischen Ringnucleolen Stadien der Nucleolenauflösung sind. Die gleichen Erscheinungen hatte schon KORSCHELT (1891) bei *Dolomedes* beobachtet. KUSCHAKEWITSCH (1907) schreibt auf Grund ähnlicher Vacuolisierungen, die er an den Nucleolen von *Gregarinen*-Kernen beobachtet hat, den Nucleolen eine besondere Struktur zu. Er läßt sie aus einem Liningerüst bestehen, in dessen Maschen oder Waben die eigentliche Nucleolarsubstanz eingelagert ist. Bei dem Austreten dieser Substanz wird das Liningerüst sichtbar als Vacuolensystem. Der Nucleolus stellt sich also dar als ein Teil des Kernnetzes, das nur durch lokale Verdichtung und Substanzeinlagerung die charakteristische Form eines Nucleolus angenommen hat. Es heißt dort: »Der Nucleolus befindet sich in einem Erschöpfungszustande. Bald ist er grob vacuolisiert, wobei doch eine Insel von

kompakterer Substanz erhalten bleibt, bald zeigt er ein chromatisches Stroma, das seiner Struktur und Färbbarkeit nach dem Liningerüst auffallend ähnlich erscheint.« In den vacuolisierten Nucleolen der degenerierenden *Ascaris*-Kerne haben dagegen die Vacuolenwände stets eine stärkere Färbbarkeit als das Linin. »Als Grundlage für den Aufbau des Nucleolus scheint ein Liningerüst zu dienen, das von einer Verbindung von Nucleolar- und Chromatinsubstanz durchtränkt und meistens verdeckt ist.« Er gibt an, den Austritt von Chromatin aus dem Nucleolus bei dessen Vacuolisierung beobachtet zu haben.

Es ist kein Grund vorhanden, für die Nucleolen bei *Ascaris* eine ähnliche komplizierte Struktur anzunehmen. Im Gegenteil sprechen die extremen Vacuolisationen dafür, daß wir vor ihrem Auftreten in den Nucleolen völlig homogene Tropfen von Nucleolarsubstanz vor uns haben. Von der Verdrängung eines etwa vorhandenen Gerüstwerkes durch die wachsende centrale Vacuole oder von Substanzaustritt ist nichts zu erkennen. Ob sich eine große oder viele kleine Vacuolen bilden, ist für den stofflichen Vorgang ohne Bedeutung, vermag aber wohl das sich ergebende mikroskopische Bild sehr zu beeinflussen, so daß es so verschiedene charakteristische Formen annimmt, wie sie die Figuren 49—54 zeigen. Vielleicht spricht das Auftreten des oberflächlichen Alveolarsaums in Fig. 49 für die Aufnahme von Flüssigkeit aus dem Kernraum. Bei fortschreitender Vacuolisierung wird der ganze Nucleolus von Flüssigkeitsbläschen durchsetzt, die dann fernerhin zusammenfließend sich zu einer (Fig. 52, 53) oder mehreren größeren Vacuolen (Fig. 54) vereinigen können. So entstehen die komplizierten Ringnucleolen, deren Ringwände noch die ursprünglich den ganzen Nucleolus ausfüllenden kleinen Vacuolen aufweisen.

Alle bisher beschriebenen Kernveränderungen sind von einer Degeneration der ganzen Zelle begleitet, bei der das Plasma gröber vacuolisiert erscheint und von den schon beschriebenen im Plasma sich findenden chromatischen Gebilden nur der Chromidialsaum (Fig. 67*s*, Tafel III) deutlich bleibt, der ja auch in den normalen Zellen die größte Konstanz erkennen ließ. Die Degeneration endet damit, daß die Zelle an ihrem peripheren Ende sich aus dem Verband der übrigen Epithelzellen loslöst und allmählich in das Lumen des Darmes ausgestoßen wird (Fig. 54, Tafel II), wo sie schließlich ganz zerfällt. Meist zeigt die degenerierende Zelle eine kegelförmige Gestalt, indem das periphere, von der basalen Cuticula losgelöste Ende zwischen den normalen Zellen in eine Spitze ausläuft. Ist der

Schnitt nicht genau in der Längsrichtung der Zelle geführt, so zeigt das Ende oft eine mehr abgerundete Form, entsprechend dem schräg geschnittenen Kegel. Besonders solche Bilder, wie Fig. 43 u. 54 sie zeigen, in denen die degenerierende Zelle mehrere normale von dem Lumen abgedrängt zu haben scheint, halte ich nur für verursacht durch das Zusammenschließen der gesunden Zellen oberhalb der degenerierenden. Sie müssen sich dabei notwendigerweise am unteren (centralen) Ende wieder bis zu ihrer ursprünglichen Entfernung auseinanderbiegen und können, wenn der Schnitt nicht in die Ebene dieser Ausbiegung fällt, nicht in ganzer Länge getroffen werden.

Léger u. Duboscq (1902) beschreiben vom *Tracheaten*-Darm ähnliche Degenerationen, die als Reaktion des Epithels auf *Gregarinen*-infektion gedeutet werden. Ihr Verlauf ist folgendermaßen geschildert: »La plus fréquente des réactions« (— auf *Gregarinen*-Infektion —) »est celle de l'hypertrophie cellulaire suivie d'atrophie . . .« »Quant au noyau, il est ordinairement hypertrophié avec ressemblement nucléolaire . . .« »Dans la dégénérescence hypertrophique le noyau, un peu plus gros, qu'à l'état normal, est refoulé vers le plateau tandis que la cellule renflée s'effile en poire. Du fait, que la chromatine se ressemble en un très gros Karyosome central vacuolaire . . .« »D'autre fois, au lieu d'un seul Karyosome très gros il y en a plusieurs petits, égaux ou inégaux et présentant en leur centre un vacuole . . . Finalement le noyau subit la Karyorrhexis et ses débris se résolvent en fins granules chromatiques quand la cellule est expulsée . . .«

Endlich erwähnt auch Brasil (1904) einen extremen Fall von hypertrophischer Degeneration bei der Polychaete *Lagis coreni*, der auch insofern Ähnlichkeit aufweist mit dem hier beschriebenen, als die Degeneration auch nur in einem Darm in auffallender Stärke auftrat, ohne daß die Ursache festzustellen war. Brasil sagt von den degenerierenden Kernen: »Ils peuvent acquérir une taille considérable: alors que le grand axe des noyaux normaux oscille entre 8 μ et 10 μ, celui des noyaux hypertrophiés atteint parfois 40 μ. A cet état le noyaux remplit complètement l'élément qui le contient.« Vom Verhalten des Nucleolus während dieses Kernwachstums heißt es weiter: »Ce dernier« (— der Nucleolus —) »d'un volume énorme (le grand axe peut dépasser 25 μ) differencie dans sa masse de gros plasmosomes sphériques ou ovoïdes qui sont rejetés d'abord dans le noyau, dans le cytosplasme ensuite . . .« »Comme celui du noyau, le volume du nucléole augmente constamment: il augmente même

plus longtemps, car, de même que le noyau parvient à occuper tout le corps cellulaire, de même le nucléole arrive à remplir tout l'espace nucléaire.« »L'appareil nucléo-nucléolaire se présente alors sous la forme d'une enclave épithéliale homogène très fortement colorable.« Im Prinzip verläuft die Kerndegeneration also unverkennbar ganz ähnlich wie im vorliegenden Falle bei *Ascaris*.

Auch GOLDSCHMIDT (1904) erwähnt bei *Pelomyxa* als physiologischen Vorgang die Bildung von kompakten Riesenkernen, die mit dem Auftreten der im Plasma sich findenden Glanzkörper in Zusammenhang steht. Einige nähere Angaben darüber verdanke ich der mündlichen Mitteilung von Herrn Dr. GOLDSCHMIDT. Achromatische Teile des Kerns wachsen stark an, während das zusammengeklumpte Chromatin bald in ihr Inneres, bald oberflächlich in eine Einbuchtung zu liegen kommt. Unter ähnlichen Schrumpfungserscheinungen, wie sie meine Fig. 11 u. 17, Tafel II zeigen, wandelt sich der Kern zu einem kompakten Gebilde um, bis schließlich eine homogene Masse den ganzen Kernraum ausfüllt. Der oberflächlich gelagerte Chromatinbrocken wird in das Plasma ausgestoßen, und bald darauf zerfällt der ganze Kern. Der homogene Inhaltskörper wandelt sich bei dieser Auflösung in die Glanzkörper um, die jetzt als zum größten Teil aus Glykogen bestehend sich herausstellen. Es ist wahrscheinlich, daß die Substanzzunahme der Kerne wie bei *Ascaris* auf Wachstum und Vermischung von Nucleolarsubstanz und Kernreticulum zurückzuführen ist.

Das den angeführten Degenerationen Gemeinsame ist ihr Auftreten in Zellen, die unter besonders günstigen Ernährungsbedingungen sich befinden. Bei *Actinosphaerium* waren die Kulturbedingungen so geartet, in den übrigen Fällen liegt es in der Natur des Darmepithels, daß seinen Zellen die Nährstoffe besonders reichlich zufließen. Es handelt sich also vielleicht in allen Fällen um ein durch erhöhte Funktion bis zu hypertrophischer Degeneration gesteigertes funktionelles Wachstum der Kerne (HERTWIG 1903). Daraus würde sich auch die prinzipielle Gleichartigkeit erklären, mit welcher die beschriebenen Veränderungen an entsprechenden Kernbestandteilen zur Erscheinung gelangen.

Es bleiben noch einige aberrante Kernformen zu besprechen, welche die Figuren 28—32, Tafel II darstellen. Fig. 28 und 29 sind nichts wesentlich anderes, als die in Fig. 17—19 abgebildeten Kerne. Der Hauptunterschied kommt dadurch zustande, daß das Chromatin in vielen kleinen Ansammlungen der Kernmembran anliegt und daß

außerdem noch im Innern des Kerns sich chromatische Substanz, von Vacuolen umschlossen, vorfindet.

Über die Natur der nur sehr selten beobachteten stäbchenförmigen Einschlüsse, welche sich in den Vacuolen der degenerierten Kerne, Fig. 30—32, finden, kann ich nichts aussagen. Ihre Größe schwankt zwischen $^1/_2$ und 2 μ; ihre färberische Reaktion ist nicht die des echten Chromatins. Vielleicht handelt es sich um irgendwelche Kristalle, vielleicht um eingewanderte Bakterien. Im Äußeren und in der Lagerung innerhalb von Vacuolen zeigen sie gewisse Ähnlichkeit mit den von Prowazek 1905—07 in den *Vaccine*-Körpern beschriebenen Initalkörpern. An die Überreste in das Epithel eingedrungener phagocytärer Wanderzellen kann auch nicht gedacht werden, da die bei *Ascaris* vorkommenden Phagocyten viel größer sind.

b) Die cytoplasmatische Degeneration.

Bei der zweiten Form degenerativer Veränderungen in den Darmepithelzellen ist das Auftreten der für sie charakteristischen Gebilde auf das Plasma beschränkt, weshalb ich sie schon als die cytoplasmatische Degeneration bezeichnet habe.

Während an den degenerierenden Kernen mit aller Sicherheit beobachtet werden konnte, von welchen Formbestandteilen des Kerns die Degeneration ihren Ausgang nimmt, ist mir das gleiche für die im Plasma auftretenden Gebilde nicht gelungen. Manche Bilder sprechen für ihre Ableitung aus einer Hypertrophie des basalen Chromidialapparats, während in den meisten Fällen keine Beziehungen zu andern normalen Zellbestandteilen als dem Plasma selbst zu erkennen waren. Mit Bestimmtheit glaube ich mich gegen eine Ableitung der oft stark in Hämatoxylin färbbaren Gebilde vom Kern aussprechen zu können, obwohl ich sie häufig in unmittelbarer Berührung mit den Kernen habe beobachten können. Bei der wechselnden Lage der Einschlüsse und ihrer beträchtlichen Größe im Verhältnis zu dem ihnen zur Verfügung stehenden Raum braucht aus einer solchen engen Berührung mit dem Kern noch nicht auf eine genetische Beziehung zu demselben geschlossen zu werden. Auch die chronologische Anordnung der im Präparat nebeneinander sich findenden Stadien bot viel größere Schwierigkeiten. Es kam mir dabei ein Fall zu Hilfe, der zwar in seinem Verlauf nicht den häufigsten Typus darstellt, dafür aber die Aufeinanderfolge der Stadien mit Sicherheit erkennen ließ. Die aus ihm abgeleitete Degenerations-

serie stellen die Figuren 68—72 und 81—84, Tafel III dar. Wegen dieser Zuverlässigkeit in seiner Kombination will ich ihn zum Ausgangspunkt wählen für die Beschreibung der cytoplasmatischen Degeneration.

Auf Querschnitten durch einen im übrigen normal aussehenden Darm fielen mir einzelne Zellen auf, die zwischen Kern und Basalmembran ein, und zwar stets nur ein stark färbbares Gebilde enthielten. Der Kern war aus seiner normalen Lage in der Nähe dieser Cuticula nach dem Innern hin verschoben und der basale Chromidialapparat nicht aufzufinden (Fig. 77, Tafel III). Durch nähere Vergleichung der ziemlich häufigen Stadien kam ich zu dem Resultate, daß es sich um degenerierende und aus dem Epithelverband sich loslösende Zellen handelte. Die jüngsten Stadien zeigen den basalen Chormidialapparat abnorm vergrößert (Fig. 68). Seine Stränge sind verdickt, lassen aber noch die netzförmigen Anordnungen sowie ihren unmittelbaren Zusammenhang mit dem Plasma erkennen. Seine Färbbarkeit hat zugenommen, unterscheidet sich aber noch deutlich von der des Chromatins. Dann beginnt er sich zusammenzuballen, wird dichter, abgerundeter und zeigt nur noch an seinem peripheren Ende die in das Plasma übergehenden Ausläufer (Fig. 69). An Stelle der weiten Maschen sind kleine als helle Flecke erscheinende Vacuolen getreten. (Die geringe Größe der in Fig. 69 u. 70 abgebildeten Zellen erklärt sich daraus, daß sie »Winkelzellen« sind, vgl. Textfigur 2). Das Gebilde erlangt bald eine Größe, welche die des Kerns um das zwei- bis dreifache übertrifft, und nimmt eine nach dem Kern hin keulenförmig verdickte Gestalt an, während der pheriphere Teil in mehrere pseudopodienartige Fortsätze ausgezogen ist (Fig. 71 u. 72). Jetzt beginnt die Loslösung der Epithelzelle von ihrer Basis. Der chromatische, degenerative Einschluß wird, vielleicht durch den Druck der umgebenden turgescenteren Zellen, nach dem Lumen des Darmes hin verlagert, den Kern vor sich herschiebend, wobei zugleich das stark vacuolisierte periphere Ende der Zelle zusammengedrückt erscheint (Fig. 72). Das nächste Bild (Fig. 81) zeigt die Zelle schon vollständig von ihrer Basis abgelöst, in Abrundung begriffen und im Moment des Durchtrittes in das Darmlumen. Erst jetzt verliert der Chromidialsaum seine regelmäßige Gestalt und löst sich in einzelne Brocken auf, deren Lage innerhalb der Zelle (zwischen Kern und Lumen) ihre Herkunft verraten. Auch der Kern zeigt jetzt erst in Form und Struktur, daß die Zelle im Absterben begriffen ist. Er ist zusammengedrückt und verkleinert, die Sonderung von Nucleolus

und Kernnetz wird undeutlich. Es treten aber keine den vorher geschilderten Wachstumsvorgängen gleichenden Erscheinungen auf. Die Fig. 82—84 vervollständigen nur die Stadien der Zellausstoßung. Bis zuletzt bewahrt hier der chromatische Zelleinschluß seine kompakte Beschaffenheit und läßt auch in den Bildern, wo er von dem umgebenden Plasma durch einen hellen Zwischenraum getrennt erscheint (Fig. 72, 81, 82), durch feine rings verteilte Fäden oder durch ein basal gelegenes Büschel von Ausläufern noch den Zusammenhang mit dem Plasma erkennen.

Auffallend ist bei den Fig. 72, 81—83 die Einsenkung des Stäbchensaumes, die in den Fällen, wo der Saum schon durchbrochen ist, ganz den Eindruck erweckt, als wenn hier kein Austritt in das Lumen, sondern ein Eindringen vom Lumen her in das Epithel stattfände. Ehe mir die vorhergehenden Stadien bekannt waren, glaubte ich daher auch, es mit einem eindringenden Parasiten zu tun zu haben. Eine befriedigende Erklärung für das Zustandekommen dieser Einsenkung habe ich nicht finden können. Vielleicht findet eine Kontraktion der degenerierenden Zellen in der Richtung ihrer Längsachse statt, die zugleich die Loslösung der Zelle von ihrer Basis und die Einsenkung an ihrem centralen Ende bewirkt. Die dabei notwendigerweise eintretende Dehnung des Stäbchensaumes mag fernerhin sein Einreißen und damit zugleich den Austritt der Zelle in das Lumen begünstigen.

Wie ich schon früher erwähnt habe, führen die Vorgänge der cytoplasmatischen Degeneration nicht immer zum Untergang der Zelle. In den meisten Fällen wird durch Erscheinungen, die ich mir nur als Resorptionsprozesse deuten kann, der normale Zustand der Zelle wiederhergestellt. Wenn auch die für diese zweite Degenerationsserie in Betracht kommenden Stadien in dem Darmepithel einer andern *Ascaris* gefunden wurden, als die eben geschilderten, so ist mir doch nicht zweifelhaft, daß die im Plasma auftretenden Gebilde auch hier wesentlich die gleichen sind. Dafür spricht ihr färberisches Verhalten, ihr enger Kontakt mit dem Plasma während ihrer jüngeren Stadien und — als negatives Charakteristikum dieser Art von Degeneration — das völlige Normalbleiben des Kerns. Ohne auf die vielfachen Übereinstimmungen näher einzugehen, möchte ich daher die charakteristischen Abweichungen besprechen. Ich will vorausschicken, daß in diesem Darm die Degeneration außerordentlich stark war und besonders an den »Winkelzellen« auftrat (Textfigur 2). Auch die bereits geschilderte Kerndegeneration ist an diesem selben Darm und stets

untermischt mit der jetzt zu beschreibenden beobachtet worden. Über ihre Verteilung innerhalb des ganzen Darmes ist das Nötige früher bereits gesagt worden.

Während in dem vorhergehenden Falle die Gebilde ausnahmslos zwischen Kern und äußerer Darmcuticula auftraten und dauernd diese Lage beibehielten, fand ich sie hier, ebenfalls fast ausnahmslos in Einzahl, sehr häufig in halber Höhe zwischen Kern und Darmlumen (Fig. 65), oft auch seitlich dem Kern dicht angeschmiegt (Fig. 75, 76, 78). Bilder, wie Fig. 61—63 sie zeigen, machen es wahrscheinlich, daß diese Lage, central vom Kern, erst sekundär durch Verlagerung des Zelleinschlusses erlangt worden ist. Während die größeren, so verlagerten Körper meist in einer deutlichen Vacuole liegen (Fig. 65), stehen die jüngeren, zwischen Kern und Cuticula oder in Kontakt mit dem Kern befindlichen Stadien in deutlichen Beziehungen zu dem Plasma, mit dem sie durch feinere oder gröbere Stränge in Verbindung treten (Fig. 63 u. 77).

Ich hatte bei Schilderung des vorhergehenden Falles die Vermutung ausgesprochen, die Gebilde entständen im Anschluß an den basalen Chromidialapparat; sie gingen vielleicht aus einer hypertrophischen Veränderung desselben hervor, wobei ich mich darauf stützte, daß sie stets zum Kern die gleichen Lagebeziehungen zeigten wie eben dieser Chromidialapparat, während er selbst nicht aufzufinden war. In diesem zweiten Falle lagen die jüngsten Stadien, die ich fand, zwar auch oft dem basalen Chromidialapparat genähert (Fig. 61—63, 76), aber auch bei stark herangewachsenem Plasmaeinschluß blieb der Chromidalapparat erhalten und wich in seiner Ausbildung nicht von dem der normalen Nachbarzelle ab. Bei der großen Variabilität dieses Zellbestandteiles versteht es sich, daß Ausnahmen von der Regel vorkommen. Sehr deutlich waren in vielen Fällen die pseudopodienartigen Ausläufer, mit denen die Körper in das Plasma übergingen. Vielleicht stellen sie selbst pathologisch veränderte Plasmapartien vor, wie sie Hückel (1898) in den *Vaccine*-Körperchen sehen zu müssen glaubt. Ihre Lagebeziehung zum Kern und Chromidialappart leiten sich vielleicht ab von Substanzen, die im Anschluß an die Tätigkeit dieser Zellorgane entstehen und bei Störungen des normalen Zusammenarbeitens sich anhäufen und das Plasma degenerativ verändern. Für die Annahme, daß aus dem Kern Substanzen austreten, die unmittelbar in Form dieser Körper sichtbar werden, fehlen mir vor allem Stadien, die als der Beginn solcher Substanzanhäufungen außerhalb, aber in unmittelbarer Nähe des Kerns gedeutet werden könnten. Im

Verhältnis zu der außerordentlichen Häufigkeit der Degeneration sind Bilder, wie sie Fig. 57 u. 58 zeigen, als die einzigen derartigen zu selten, um sie als Stütze für die Annahme eines Stoffaustritts zu verwerten. Für aus dem Kern stammende Chromidialsubstanz ist die färberische Reaktion der beobachteten Körper viel zu schwankend, wie ein Vergleich der Fig. 61, 62 u. 75 lehrt.

Es scheint mir keine andre Auffassung übrigzubleiben als die, daß wir in den fraglichen Gebilden Teile des Plasmas vor uns haben, die in einer Art schleimiger Degeneration begriffen sind. Auf eine nähere chemische Definition muß wohl wegen der Unsicherheit mikrochemischer oder gar färberischer Reaktionen noch verzichtet werden.

An den nach der Mitte der Zelle hin verlagerten und herangewachsenen Körpern werden jetzt die Erscheinungen bemerkbar, die ich als Ausdruck einer stattfindenden Resorption dieser degenerativen Plasmaprodukte deuten zu müssen glaube. Ich will vorläufig an ihnen den Brocken- und Körnchenzerfall unterscheiden, obwohl ich glaube, daß wir die beiden Fälle nicht als wesentlich voneinander verschiedene Vorgänge zu betrachten haben. Nach dem, was ich über den abweichenden Stoffwechsel der Winkelzellen den median gelegenen gegenüber erwähnt habe, neige ich dazu, in dem Zerfall in Brocken, wie er eben in den Winkelzellen vorwiegend zu beobachten ist, nur einen etwas modifizierten Resorptionsprozeß zu sehen gegenüber dem Zerfall der Gebilde in Körnchen und Gerinnsel mit nachheriger Resorption, wie er fast ausnahmslos in den Medianzellen auftritt. In beiden Fällen führt der Vorgang schließlich zu einem Verschwinden des Einschlusses, ohne daß die ganze Zelle in ihrem Bestande gefährdet wird.

Die Körper, deren Färbbarkeit im ganzen oder in einzelnen Teilen starke Gradunterschiede aufweist, erscheinen von einer deutlichen Vacuole umgeben, die sie von jetzt an sofort als dem lebenden Plasma nicht mehr angehörige Gebilde erkennen läßt. Das Auftreten dieser Vacuole ist kein plötzliches und unvermitteltes, denn schon in frühen Stadien kann man an einzelnen Stellen ihrer Oberfläche die Loslösung vom Plasma und die Bildung eines Hohlraumes bemerken. Innerhalb dieser Vacuole nun geht die Auflösung der kompakten Degenerationsprodukte vor sich, und zwar in den Winkelzellen in der Weise, daß von der Oberfläche einschneidende Korrosionsfurchen (Fig. 55 *a*) das stellenweise ganz unfärbbar werdende Gebilde (Fig. 55 *b—g*) in einzelne Brocken zerklüften, die dann allmählich innerhalb der immer kleiner werdender Vacuole aufgelöst und vom Plasma

resorbiert werden (Fig. 55d, g). Der Vorgang erinnert an die intracelluläre Verdauung aufgenommener Nahrung bei Protozoen. Wegen der deutlichen umgebenden Vacuole und des Mangelns jeglicher Verbindung mit dem Plasma glaube ich Bilder, wie Fig. 55g zeigt, nicht als frühe Stadien in der Bildung der Plasmaeinschlüsse deuten zu müssen, sondern als Reste von größeren, durch fortgeschrittene Resorption zusammengeschmolzenen Körpern.

Bei dem granulären Zerfall kommt die Wandelung in stärker und schwächer färbbare Substanz, die auch bei dem Brockenzerfall sich bemerkbar machte, zugleich in verschiedenen morphologischen Eigenschaften der Komponenten zum Ausdruck, indem sich stark färbbare Granula beobachten lassen, die, umgeben von Vacuolen, in einer schwach färbbaren homogenen oder, bei weiter fortgeschrittener Auflösung gerinnseligen Grundsubstanz eingebettet sind (Fig. 63, 56a—g). Das in Fig. 63 abgebildete Stadium ist von besonderem Interesse, da bei ihm das Eingeschlossensein der Granula in Vacuolen oder, anders ausgedrückt, ihre Einbettung in ein das Stroma darstellendes grobwabiges Gerüstwerk sehr deutlich ist. Außerdem zeigt dieses Bild auch, daß der Zerfall bereits stattfinden kann, wenn der Körper noch durch die öfters erwähnten Fortsätze mit dem Zellplasma in Verbindung steht. Bilder, wie Fig. 64, 85, 87, die an der Stelle des Plasmaeinschlusses stark gefärbte Körnchenhaufen zeigen, könnte man von einem solchen frühzeitigen Zerfall der Körper herleiten, bei dem der Mangel einer umschließenden, gemeinsamen Vacuole den Übertritt der Granula in das Plasma erleichtert hat. Wie die bei Beschreibung der normalen Zellen bereits erwähnten Granula, zeigen auch diese Körnchen die Eigentümlichkeit, daß sie, sonst stark gefärbt, in ihrem Centrum einen hellen Fleck erkennen lassen. Sie deshalb allein als Hohlkugeln anzusehen, hat zu wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Ich sehe darin nur den Ausdruck großer Dichte und schwerer Durchdringlichkeit für Reagentien, eine Vermutung, die noch durch die Beobachtung bestärkt wird, daß nach völligem Zerfall der Körper innerhalb der Vacuolen sich oft nur noch diese Granula finden, während von der schwach färbbaren gerinnseligen Masse nichts mehr zu sehen ist. Für Kunstprodukte, entstanden durch granuläre Fällung gelöster Substanzen möchte ich sie auch nicht erklären. Nach Fischers Experimenten (1899) kämen bei der von mir angewandten Fixierungflüssigkeit für solche granulären Fällungen hauptsächlich Albumosen und Peptone in Betracht. Da nun gerade diese rascher resobiert werden könnten als die höheren Eiweißkörper,

also eher im mikroskopischen Bilde der Vacuole verschwinden müßten als die Gerinnsel, andrerseits aber sich gerade nur Vacuolen finden, in denen nur Granula sich finden, nicht umgekehrt, so halte ich es für wahrscheinlich, daß diese Granula nicht Fällungsprodukte sind, sondern präformierte, widerstandsfähigere Gebilde.

Die Gestalt der Granula ist kugelig, es kamen aber auch eckige, an Kristalle erinnernde Formen zur Beobachtung (Fig. 85). An den allein noch in den Vacuolen enthaltenen Granulis fiel es mir auf, daß sie oft alle Grade der Färbbarkeit aufwiesen bis nahezu zur Farblosigkeit. Vielleicht ist diese allmähliche Abnahme ihrer anfangs ausgesprochenen Chromatophilie verursacht durch die schließlich doch noch eintretende Veränderung und Auflösung von Seiten der aus dem Plasma abgeschiedenen Vacuolenflüssigkeit.

Soweit die Granula zu Haufen vereinigt in Vacuolen beobachtet wurden, kann ihre Abstammung von den zerfallenen Zelleinschlüssen als sicher gelten, zumal da alle Stadien ihres Auftretens innerhalb dieser Gebilde und ihres Freiwerdens bei deren Zerfall aufgefunden werden konnten. Dagegen sind mir verschiedene Fälle von Granulaanhäufungen innerhalb des Plasmas selbst begegnet, bei denen die Erklärung ihres Zustandekommens eben wegen der nicht mit Sicherheit zu findenden Übergangsstadien auf Schwierigkeiten stößt. Die schon erwähnten Fig. 64, 85—88 und ferner 66 u. 80 zeigen solche Fälle. Für Secretkörner sind sie in ihrem Vorkommen viel zu selten und die betreffenden Zellen in keiner andren Weise als Drüsenzellen charakterisiert. Die Auftreibung einzelner Körnchen durch eine centrale Vacuole (Fig. 3b, Tafel IV) deutet auf einen Auflösungsprozeß hin. Wie schon einmal erwähnt, vermute ich, daß es sich um Zerfallsprodukte handelt, die aus der umschließenden Vacuole ins Plasma gelangt sind und sich dort verstreut haben. Besonders Fig. 85v läßt eine solche Deutung als möglich erscheinen.

Die ganze Zelle degeneriert oder erholt sich wieder, je nachdem ob die degenerativen Einschlüsse zwischen Kern und äußerer Cuticula oder zwischen Kern und Darmlumen liegen und wachsen. Der Grund für das Degenerieren der Zelle im ersten Falle ist vielleicht darin zu suchen, daß nur der mittlere Teil der Darmepithelzelle die Fähigkeit besitzt, aufgenommene Nahrung zu assimilieren oder aufgespeicherte Reservestoffe wieder zu resorbieren. Es können daher nur in dieser Region entstandene oder dahin verlagerte Einschlüsse — welcher Art sie auch sein mögen — verdaut und beseitigt und — in unserm besonderen Falle — der davon abhängende Bestand der

Zelle gesichert werden. Daß eine solche Differenzierung des Zellleibes vorhanden ist, scheint mir auch daraus hervorzugehen, daß sowohl die Chromidialstränge wie die netz- oder brockenförmigen Glykogenablagerungen nur in eben diesem mittleren Teil der Zellen sich finden. Von vornherein ist bei Zellen, welche, wie die des Darmepithels, die aufzunehmenden Nahrungssäfte stets von derselben Seite her erhalten und nach der gegenüberliegenden wahrscheinlich abzugeben haben, das Eintreten einer polaren Differenzierung zu erwarten. Daß in einem solchen Falle der zwischen Lumen und Kern gelagerte Teil in erster Linie die assimilatorische Funktion übernehmen wird, ist die natürlichste Annahme.

Daß degenerierende Bestandteile einer Zelle von ihr selbst wieder aufgelöst, ja anderweitig verwertet werden können, steht nicht ohne Beispiel da. Ich brauche nur an die der Brockenresorption sehr ähnliche Auflösung des Makronucleus während der Konjugation oder der selbständigen Restitution des Kernapparates bei Protozoen — besonders *Paramaecium* — zu erinnern (Hertwig 1899, Popoff 1907) oder an die wiederholte Ausstoßung von chromatischer Substanz aus dem Kern und ihre Verwendung zur Dotterbildung während der Ovogenese von *Vespertilio* (vgl. die von Popoff 1908, S. 374 gegebene Deutung der von van der Stricht 1904 beschriebenen Vorgänge).

Was die Deutung der beschriebenen Vorgänge als Degenerationen betrifft, so ist sie für die an den Kernen beobachteten Veränderungen nicht zweifelhaft, besonders da ähnliche Erscheinungen, die nachweisbar Degenerationen ihren Ursprung schuldeten, schon anderweitig beobachtet worden sind. Anders steht es mit dem von mir als cytoplasmatische Degeneration bezeichneten Prozeß, der mit keiner der bisher bekannten Degenerationsformen verglichen werden kann, wie ich aus den mündlichen Mitteilungen entnehme, die ich dem liebenswürdigen Entgegenkommen des Herrn Dr. Rössle verdanke.

Bei *Ascaris megalocephala* hat zuerst Vignon (1901) und nach ihm K. C. Schneider (1902) unter dem Namen »Trophochondren« und Goldschmidt (1905) ähnliche Gebilde am selben Objekt beschrieben und abgebildet. Schneider sah in ihnen Reservestoffe. Wenn Vignon sie als »enclaves de nature probablement albuminoides« bezeichnet, so denkt er wohl auch an Reservestoffe oder an aufgenommene Nahrung. Goldschmidt glaubte in ihnen das Äquivalent eines typischen, bei *Ascaris melagocephala* fehlenden Chromidialapparates erblicken zu müssen. Ich erwähne diese Einschlüsse hier

wegen ihres Auftretens bei der nahe verwandten *Ascaris megalocephala*, möchte aber betonen, daß — nach den gegebenen Abbildungen — die Ähnlichkeit nur eine oberflächliche ist, da die Gebilde augenscheinlich in einer Zelle oft in Mehrzahl auftreten, gegen das umgebende Plasma stets scharf abgegrenzt erscheinen und ihr regelmäßiges Vorkommen im tätigen Epithel von *Ascaris megalocephala* hervorgehoben wird.

Die Vorgänge der normalen Secretion erscheinen oft unter dem Bilde einer Degeneration, bei welcher meist der Kern mehr oder weniger in Mitleidenschaft gezogen wird. Wie schwer es ist, hier zwischen normalen Vorgängen und pathologischen Erscheinungen zu unterscheiden, ergibt sich aus einem Vergleich der Beobachtungen von Léger und Duboscq (1902) über die »sécrétion intestinale« und die dabei auftretenden Degenerationen bei *Gryllus*, ferner der Ausführungen Vignons (1901) über fälschlich als secernierend beschriebene Epithelzellen und endlich der Angaben von Brasil (1903) über Degenerationen an dem Darm von Polychäten, die verschiedene Ähnlichkeiten aufweisen mit den von mir bei *Ascaris* beobachteten Erscheinungen.

Léger und Duboscq beschreiben aus dem Darm von *Gryllus domesticus* eigentümliche Zelleinschlüsse, die sie als Secretionsprodukte deuten. Es heißt dort: ». . . . il importe encore d'étudier les figures de dégénérescence qu'on rencontre dans l'épithélium et dans le tissu conjonctif, à cause de leur ressemblance avec des Sporozoaires intracellulaires.« »Les formes de dégénérescence sont, pour nous, des sécrétions, qui prennent naissance aux dépens des noyaux en regressions . . . .« Sie unterscheiden drei Arten von Einschlüssen: »entièrement hyalines, entièrement chromatiques et hyalines contenant des éléments chromatiques.« Das Ende des Prozesses besteht darin, daß entweder die ganze Zelle degeneriert und sich aus dem Epithel loslöst oder daß nur ein die Einschlüsse enthaltender Teil abgestoßen wird. Ähnliche Vorgänge sind von denselben Autoren bei einer ganzen Anzahl von Tracheaten beobachtet worden. Es handelt sich also um Zelleinschlüsse, deren Abstammung vom Kern nicht mit Sicherheit geschlossen werden kann, die aber eine chromatische Komponente von wechselndem Umfang enthalten. Entsprechend der Theorie von van Gehuchten (1891) über die »sécrétion vésiculaire« sehen sie in dem Ausgestoßenwerden dieser Einschlüsse einen Secretionsvorgang. Schon vorher hatte Vignon eine Anzahl ähnlicher Erscheinungen beschrieben, kam aber zu dem Ergebnis, daß bis auf wenige Fälle es

sich nicht um einen normalen Secretionsvorgang handelt, sondern um nekrotische Vorgänge, die durch Druck oder sonstige Verletzung der untersuchten Gewebe verursacht seien. Nur den holokrinen Typus, bei dem also die ganze Zelle mitsamt ihrem secretorischen Inhalt ausgestoßen wird und degeneriert, läßt er als wirklichen Secretionsvorgang gelten, eine Anschauung, die bereits FRENZEL (1891) vertreten hat.

BRASIL endlich erwähnt ziemlich kurz, getrennt von den Erscheinungen der Secretion aus dem Darm der Polychäten einen eigentümlichen Fall von degenerativen Zelleinschlüssen. Er charakterisiert sie als »de grosses boules hyalines avec enclaves chromatiques . . . Ses boules hyalines sont toujours associées à un noyau, le plus souvent réduit à une simple calotte.« Die betreffenden Zellen lösen sich aus dem Zellverband heraus und degenerieren. Die Ähnlichkeit des Vorganges mit dem von LÉGER et DUBOSCQ als »sécrétion intestinal« beschriebenen ist unverkennbar.

Wieweit nun stimmen die bei *Ascaris* gefundenen Einschlüsse in Aussehen und Schicksal überein mit den eben erwähnten? Liegt vielleicht auch hier eine Art von degenerativer Secretion normalen oder pathologischen Ursprungs vor? Daß es sich nicht um einen normalen Vorgang handeln kann, ergibt sich schon daraus, daß die Degeneration in der beobachteten Stärke einen ganz vereinzelten Fall darstellt. Da aber fast in jedem Darm sehr vereinzelte Zellen sich fanden, die die gleichen Erscheinungen zeigten, so ist der extreme Fall vielleicht als das pathologisch außerordentlich verstärkte Auftreten einer in geringerem Maße physiologischen Degeneration aufzufassen. Ich muß hier nachtragen, daß das Tier, an dessen Darm die starke Degeneration beobachtet wurde, 4 Tage lang in auf 36° erwärmter physiologischer Kochsalzlösung lebend erhalten worden war. Die Degeneration auf Kosten einer dadurch verursachten Schädigung des Tieres zu setzen, halte ich deshalb für unbegründet, weil einerseits das Tier noch völlig lebenskräftig erschien, andrerseits aus demselben und aus andern Därmen stammende Tiere noch weitere Tage in der gleichen Weise gehalten wurden, ohne daß an den darauf konservierten Därmen ähnliche Erscheinungen zu beobachten gewesen wären. Der Darm, aus dem ich die erste Serie der cytoplasmatischen Degeneration abgeleitet habe, bei welcher die ganze Zelle mit ihrem Einschluß degeneriert, stammte sogar von einem sofort abgetöteten Exemplar.

Ein Charakteristikum für jene Secretionen war, daß regelmäßig die gebildeten Einschlüsse auf irgend eine Weise frei wurden und

in das Lumen des Darmes gelangten. Eine solche Ausstoßung konnte ich nur an dem eben erwähnten, eine Ausnahme darstellenden Falle feststellen, bei dem der Einschluß zwischen Basis und Kern der Zellen auftrat. Das Austreten des Einschlusses allein nach Art einer »sécrétion vesiculaire« habe ich nie beobachtet; im Gegensatz zu einer durch Ausstoßung stattfindenden Secretion bieten die beobachteten Stadien das deutliche Bild einer intracellulären Resorption. Wenn die Einschlüsse auch insofern Ähnlichkeiten aufweisen, daß sie aus einer chromatischen und achromatischen Komponente in wechselndem Verhältnis zusammengesetzt erscheinen, so bildet ihr zeitweiliger enger Zusammenhang mit dem Plasma dafür einen scharfen Unterschied gegen jene Einschlüsse, die stets als von ihrer Umgebung scharf abgegrenzt bezeichnet werden. Und endlich wird hervorgehoben, daß die Bildung der Produkte Hand in Hand geht mit einer atrophischen Degeneration des Kerns, während für die bei *Ascaris* auftretenden Gebilde charakteristisch ist, daß der Kern vollkommen sein normales Aussehen beibehält. Ich muß daher hier noch einmal meine schon ausgesprochene Auffassung wiederholen, daß die Einschlüsse aus unbekannten Gründen pathologisch veränderte Plasmapartien vorstellen.

III. Vergleich der degenerativen Einschlüsse bei Ascaris mit dem »Cytoryctes variolae« (Calkins 1904).

Die Bestimmtheit, mit der bei den von mir beschriebenen Einschlüssen eine parasitäre Natur wegen ihrer morphologischen Eigenschaften und ihres Schicksals verneint werden kann, veranlaßt mich zu einem Vergleich der bei *Ascaris* sich ergebenden Bilder nucleärer und cytoplasmatischer Degeneration mit dem von Calkins (1904) als Erreger der *Variola* beschriebenen *Cytoryctes variolae.* Zur Erleichterung des Vergleiches habe ich auf Taf. IV, Fig. 1 b bis 10 b eine Auswahl eigener Stadien den ihnen im Aussehen entsprechenden Bildern aus Calkins Arbeit (Fig. 1 a bis 10 a) gegenübergestellt.

Calkins bezeichnet die seinen Abbildungen zugrunde liegende Borrelsche Färbung (Magenta-Pikroindigokarmin) als die geeignetste, um die Entwicklungsstadien des von ihm beschriebenen *Variola*-Erregers kenntlich zu machen. Er sagt des näheren darüber: » . . . for variola material I find that the best results are obtained by extracting all of the red from the tissue nuclei, leaving the chromatin and cell bodies green . . . ., while the organism (der Parasit) in all its phases,

stands out a brillant red upon this striking background.« Er macht aber andererseits selbst darauf aufmerksam, daß »the use of different stains .... shows that the organism is composed entirely of material, wich colors like the chromatin of tissue nuclei« und daß «it must be clearly understood, that it is no sense selective for the small pox organism and cannot always be depended upon to distinguish the parasite from chromatin.« Nach meinen Erfahrungen bei *Ascaris* muß ich den selektiven Wert dieser Färbung noch weiter einschränken. Es färbt sich durchaus nicht nur das reine Chromatin intensiv mit dem roten Bestandteil, sondern oft auch solche Substanzen, die mit Delafields Hämatoxylin den Farbenton der Nucleolarsubstanz annehmen, wie ich durch Umfärbung von Schnitten feststellen konnte und noch im einzelnen nachweisen werde. Daß die Färbung zur Unterscheidung chromatischer und nicht chromatischer Bestandteile sich nicht eignet, geht auch daraus hervor, daß Calkins selbst hervorhebt: »but here again the objection might be raised, that transition between the green and red chromatin are to be expected in degenerating nucleus.« Nach der Borrelschen Färbung müßte man also »grünes« und »rotes Chromatin« unterscheiden, und Calkins bildet auch dementsprechend Kerne von normalem und erkanktem Gewebe ab. Im ersteren Falle erscheint das Chromatin im Kern rot, das zweitemal der ganze Kern grün. Es hängt eben in weiten Grenzen von dem Differenzierungsgrad ab, wieviel von der roten Vorfärbung noch erhalten bleibt. Ich bin der Ansicht, daß eben diese Unsicherheit der Färbung bei Calkins zu Verwechslungen geführt hat zwischen Entwicklungsstadien eines Parasiten und »eigenartig veränderten Plastin- und Nucleolarsubtanzen«, eine Vermutung, die mit diesen Worten schon Prowazek (1905) ausgesprochen hat, ohne aber näher darauf einzugehen. Ich kann mir natürlich nur über diejenigen Bilder Calkins ein Urteil erlauben, zu denen ich Analoga in den Degenerationserscheinungen von *Ascaris* gefunden habe. Aber da — trotz völliger Verschiedenheit des Objektes — deren eine ganze Anzahl sind, so darf ich wohl annehmen, daß es sich nicht um zufällige Ähnlichkeiten, sondern um wesentlich verwandte Erscheinungen handelt. Da ich auf diese Ähnlichkeiten aufmerksam wurde beim Studium meiner Hämatoxylinschnitte und diese dann teilweise für den genaueren Vergleich mit dem *Cytoryctes* nach der Borrelschen Methode umfärbte, so war ich in der Lage, am selben Bilde die beiden Färbungen zu vergleichen und mir das schon ausgesprochene Urteil über die erwähnte Mehrfachfärbung zu bilden.

Calkins unterscheidet cytoplasmatische und nucleäre Entwicklungsstadien des *Variola*-Erregers. Sie finden ihre Analoga in manchen Bildern der von mir beschriebenen cytoplasmatischen und nucleären Degeneration.

Von der cytoplasmatischen Form, von der ich zwei Bilder wiedergebe (Fig. 1 a und 2 a), heißt es bei Calkins: »The entire organism does not stain with the red, and many stages of its development indicate a differentiation shown by red and green colors«. »During these growth stages the form assumed varies widely.« Sie ist »amoeboid, while pseudopodia are frequently caught in various degrees of extension.« »The organism always lies in a vacuole ...« »A favorite position appear to be the immediate vicinity of the nucleus of the epithelial cells.« Fig. 1 a zeigt eine solche cytoplasmatische Form. Ich stelle ihr in Fig. 1 b und 1 b′ zwei degenerative Zelleinschlüsse von *Ascaris* gegenüber, ohne auf alle Ähnlichkeiten, wie Lage, Färbung und Fortsatzbildung noch einmal einzugehen.

Über die weitere Entwicklung dieses Stadiums sagt Calkins: »the red staining material forms the substance of the gemmules wich appear at a later stage ....« »In the largest forms of the cytoplasmic parasite .... the red staining protogonoplasm is usuallyin some stages of gemmulae formation. In many cases it is distributed throughout the body of the organism in the form of minute spherical granules ... until, when practicaly mature, each of them lies in a minute vesicle. These granules are demonstrated by alsmost every chromatin stains ....« (Mit Borrel-Färbung rot.) Ein solches Stadium der Sporenbildung zeigt Fig. 2 a. Ich erinnere hier an das, was ich über granulären Zerfall der Zelleinschlüsse bei *Ascaris* ausgeführt habe und gebe in den Fig. 2 b und 2 b′ zwei entsprechend gefärbte Stadien. Ferner weise ich noch einmal auf zwei die Hämatoxylinfärbung demonstrierende Bilder hin. Fig. 56 a, Tafel III zeigt das Stadium 2 b, Tafel IV vor der Umfärbung, und Fig. 63, Tafel III läßt besonders deutlich den auch von Calkins erwähnten »netzförmigen Restkörper« erkennen, in dessen Maschen die »gemmules« liegen.

Diese »gemmulae« werden frei, gelangen ins Plasma und infizieren weitere Zellen. »In regions of the skin, where cytoplasmic reproduction occurs, some cells are floodet with young forms, apparently identical with the ... gemmules.« Ein solches Bild zeigt Fig. 3 a. Die wenigen größeren Ringe sollen abnormerweise im Plasma sich entwickelnde Sporen sein, während sie normalerweise in den Kern ge-

langen, wo sie bei ihrem Wachstum sich zu den Fig. 4a abgebildeten roten Ringen entwickeln. Einen Fall von *Ascaris*, der den frei in dem Zellplasma liegenden Sporen entspricht, zeigt Fig. 3b. Sogar eine »abnorm sich entwickelnde Spore« ist in der Zelle enthalten. Ich hatte schon früher diese Gebilde gedeutet als Zerfallsprodukte der degenerativen Zelleinschlüsse, die aus der gemeinsamen Vacuole ins Plasma gelangt sind und dort aufgelöst werden.

Unmittelbar beobachtet hat CALKINS das Eindringen der Sporen in den Kern nicht. Um das Eindringen wahrscheinlich zu machen erklärt er: »Since this is impossible« (nämlich am Lebenden das Eindringen zu beobachten), »we must fall bak upon the one inconvertible fact that the pansporoblast mother-organism arrives inside of the nucleus, and this being true, there must be some embryonic form in the same place.« Daraus, daß CALKINS ein eigentümliches Gebilde im Kern — was meiner Ansicht nach andrer Natur ist — als »pansporoblast« ansieht, zieht er den Schluß, daß eine Spore eingedrungen sein müsse.

Mit den in den Kern eingedrungenen Sporen beginnt nun der Entwicklungsgang der intranucleären Form, und damit kommen wir zu den Gebilden, die ganz besonders die Vermutung erwecken, nucleolärer Natur zu sein. Die von CALKINS gegebene, schon erwähnte Abbildung der intranucleären Sporen (Fig. 4a) entspricht dem in Fig. 4b abgebildeten degenerierenden Kern von *Ascaris*, der eine Anzahl von Ringnucleolen enthält. Daß sie trotz ihrer Rotfärbung nicht chromatischer Natur sind, ergibt sich aus dem Vergleich der Fig. 4b mit Fig. 43, Tafel II, die dasselbe Stadium bei Hämatoxylinfärbung zeigt. Während die chromatischen Brocken im Kern ganz dunkel erscheinen, zeigen die Ringnucleolen nur einen bläulichen Ton.

Ich kann, wie schon erwähnt, nicht im Zusammenhang alle Stadien aus dem von CALKINS gegebenen Entwicklungskreis besprechen, sondern nur einzelne herausgreifen, die anders zu deuten ich die Berechtigung zu haben glaube. So bezeichnet CALKINS die Fig. 5a als »unidentified form, possibly microgametocyte«. Das Bild zeigt die vollkommenste Übereinstimmung mit dem in Fig. 3b wiedergegebenen Kern von *Ascaris*, dessen Ableitung von dem Zustande des normalen Kerns ich schon gegeben habe (Tafel II, Fig. 2—12). Der in Fig. 6a abgebildete »pansporoblast-mother organism«, von dem es heißt »the nuclear body of the parasite at this stage is occasionally double or biscuit-formed as through dividing«, stellt wohl auch nichts wesentlich andres dar als die Fig. 5a. Sein Analogon findet er in den

Figuren 6b, 4b und Tafel II, Fig. 39, die entstanden zu denken sind durch teilweise Verschmelzung ursprünglich getrennter Ringnucleolen.

Bilder, wie Fig. 7a bis 8a′ sie zeigen und die Pansporoblasten des *Cytoryctes* darstellen, sind mir in den verschiedensten Formen bei der Vacuolisierung der Nucleolen in degenerierenden Kernen begegnet. Die Figuren 7b und 8b zeigen sie in der entsprechenden Färbung, während die Figuren 43 und 52, Tafel II ihre Affinität für Hämatoxylin wiedergeben. Wie man sieht, vermag die Borrelsche Färbung nicht solche Abtönungen hervorzubringen wie das Hämatoxylin. Und diese Abstufungen grade sind erforderlich, um die Zusammengehörigkeit der verschiedenen Vacuolisationsstadien zu erkennen. So dürfte das von Calkins als Restkörper des sekundären Sporoblasten bezeichnete Stadium Fig. 9a wohl auch nur ein ausnahmsweise grün tingierter Ringnucleolus sein, wie ich sie ebenfalls bei *Ascaris* aufgefunden habe (Fig. 9b—9b″). Endlich könnte man noch die Fig. 10a aus Calkins Arbeit mit dem degenerierenden Kern in Fig. 10b vergleichen. Calkins sagt über dieses Stadium: »One large portion of the protogonoplasm« (des Parasiten-rotgefärbt) »takes no part in sporoblast formation, but remains undeveloped and, as a 'Restkörperchen' gradually degenerates.« Dieser »Restkörper« entspricht dem zusammengeklumpten Kernchromatin, die »sporoblasts« den Nucleolen, beides durch die Borrelsche Färbung nicht geschieden. (Vgl. Fig. 10b und Tafel II, Fig. 21, beide dasselbe Präparat darstellend!) Über die weitere Entwicklung dieser »sporoblasts« heißt es: »Like the gemmules, the young sporoblasts are solid and homogenous at first, but as they increase in size they become hollow, and in optical section appear as thickened rings.« »When these spheres have atteined the diameter af about one and a half to two microns, the thickened periphery shows evidence of vacuolisation . . .« (Fig. 11a). Man vergleiche damit das Schicksal der in Fig. 10b abgebildeten Nucleolen, wie es in Fig. 42, Tafel II zum Ausdruck kommt. Sie wandeln sich zu ganz ähnlichen Gebilden mit vacuolisierter Wandung um wie die Sporoblasten des *Cytoryctes*.

Unter den nachweislich nicht parasitären Gebilden, die bei den Degenerationserscheinungen des Darmepithels von *Ascaris* beobachtet wurden, lassen sich also eine ganze Anzahl zwanglos in Form und Färbung, teilweise sogar in ihrer Veränderung mit gewissen Stadien des *Cytoryctes variolae* vergleichen, wodurch zum mindesten eben diese Stadien für die Einreihung in den Entwicklungskreis des Parasiten an Wert verlieren. Das gleiche gilt für die von Councilman,

Magrath und Brinckerhoff (1904) als intranucleäre Entwicklungsstadien des Sporoblasten von *Cytoryctes variolae* beschriebenen Gebilde. Soweit sich aus den Photogrammen ersehen läßt, handelt es sich auch hier teilweise um mehr oder weniger kompliziert vacuolisierte Ringnucleolen (vgl. l. c. Pl. IX u. IXa). Da ich am degenerierenden Chromatin nie so eigentümliche Vacuolisierungen beobachtet habe, so halte ich die Ableitung jener Gebilde von Nucleolen für wahrscheinlicher als die von degenerierenden Chromatinpartikeln, wie sie Schrumpf (1905) gegeben hat.

Councilman selbst hat (1904) die Möglichkeit erkannt, daß die beschriebenen und abgebildeten Stadien auch als degenerativ veränderte Zellbestandteile gedeutet werden könnten. Er sucht einem solchen Angriff durch folgende Erwägungen vorzubeugen: »Bodies similating those wich occur in small-pox may be found in other deseases. In all of these the bodies represent an accidental product. There is no complexity of structure (vgl. dagegen die Zell- und Kerneinschlüsse bei *Ascaris*), such as is found in most of the small-pox bodies. There is no sequence representing growth development.« Nur eine Stelle aus dieser Arbeit möchte ich noch anführen, da ich glaube, daß sie nach Auffindung der von *Ascaris* beschriebenen Degenerationsform nicht mehr als stichhaltig angesehen werden kann: »We believe that these bodies in vaccinia and in variola are living things. We see no possibility of an other conclusion. Otherwise we must assume that they are degenerations of a specific character occurring under no other conditions, and that the products of degeneration undergo a development similar to that of a living thing, increasing in size and complexity of structure, and finally breaking up into a number of forms similar to those met with in the beginning . . .« »We know of no such degenerations . . .« Es ist das derselbe Einwand, den auch Wasielewsky (1901) und ganz ähnlich Tizzer (1904) macht, wenn der erstere mit Bezug auf die *Vaccine*-Körperchen sagt daß, ». . . so weitgehende, schnell auftretende Veränderungen wie die Vacuolenbildungen und der körnige Zerfall . . . an Degenerationsprodukten nie beobachtet worden sind« und daß, . . . »die Entstehung so charakteristischer Zelleinschlüsse mit keinem bekannten Degenerationsvorgang verglichen werden kann . . .« Ich führe diese Stelle aus Wasielewskys Arbeit hier an, weil bei der zweifellos nahen Verwandtschaft der Zelleinschlüsse, die bei *Variola* und *Vaccine* beobachtet worden sind, der Gedanke naheliegt, daß auch die Guarnierischen Körperchen der *Vaccine* nur Degenerations- oder Reaktionsprodukte

der erkrankten Zellen darstellen, wie Hückel (1898) und Prowazek (1905—07) annehmen. Die von den verschiedenen Autoren gegebenen Abbildungen sind aber zu weit von einander abweichend, besonders in bezug auf Prowazeks »Initialkörper«, als daß ich ohne eigene Kenntnisnahme an *Vaccine*-Material mir eine Vermutung oder ein Urteil erlauben könnte. Gewisse Beziehungen lassen sich ja auch hier zu den Degenerationsvorgängen bei *Ascaris* herausfinden, wie, nach Hückels Beschreibung, ihre in der Jugend engen morphologischen Beziehungen zum Plasma und der Verlauf ihres Zerfalls, nach Prowazek ihre Zusammensetzung aus einer färberisch dem Chromatin und einer den Nucleolarsubstanzen ähnlichen Komponente, von denen die erstere oft körnig zerfällt. Es sind aber die Ähnlichkeiten keine so offenkundigen, wie die, welche sich bei dem Vergleich mit dem *Cytoryctes variolae* haben aufdecken lassen.

Immerhin glaube ich, daß man mit Kenntnis eines Degenerationsverlaufes, wie der aus dem Darm von *Ascaris* beschriebene einer ist, den Zelleinschlüssen gegenüber, die bei vielen noch ihrer Ursache nach unverstandenen Krankheiten, wie Trachom (Prowazek und Halberstädter 1907), Gelbsucht der Seidenraupe, Hühnerpest u. a. (Prowazek 1907, 1908), als Parasiten beschrieben sind, skeptisch gegenüberstehen kann. Für viele angebliche Parasiten wird die Ansicht Borrels (1903) zutreffen: ». . . on peut même affirmer, sans craindre de se tromper, que l'immense majorité des formations intraépithéliales décrites comme parasites représentent tout autre chose…«

Zusammenfassung.

Normale Befunde.

1. Das Vorhandensein eines dreifachen Chromidialapparates in den Darmepithelzellen von *Ascaris lumbricoides* (Goldschmidt 1905) konnte in allen Punkten bestätigt werden.

2. Das Glykogen tritt im Plasma der Epithelzellen in groben Brocken und Schollen oder als feines Netz auf. In beiden Fällen scheint es sich um Infiltrationen des Plasmas zu handeln. Auch innerhalb normaler Kerne kann das Glykogen in Form kleiner Tropfen auftreten.

3. Die Winkelzellen des Darmepithels zeigen Unterschiede im normalen Stoffwechsel gegenüber den Medianzellen. Dieser Unterschied kommt auch in der Häufigkeit und dem Verlauf der Degenerationen zum Ausdruck.

Degenerative Erscheinungen.

Die Degeneration der Darmepithelzellen tritt in zwei Formen auf:

1. nucleäre Degeneration.

Sie beginnt mit einer Scheidung der chromatischen und nucleolaren Komponente des Amphinucleolus und führt unter Wachstum sämtlicher Kernbestandteile, hauptsächlich des Nucleolus und des Reticulums zu stark vergrößerten und pyknotischen Kernen, die meist zum Schluß eine sekundäre chromatische Verfärbung erleiden. Nucleolarsubstanz und Chromatin scheinen ineinander überzugehen. Sehr häufig ist die Bildung von »Ringnucleolen«, die als Auflösungsstadien der angewachsenen Nucleolarsubstanzen anzusehen sind. Die den degenerierten Kern enthaltende Zelle wird in das Darmlumen ausgestoßen.

2. cytoplasmatische Degeneration.

Es treten bei unverändertem Kern in engem Kontakt mit dem Plasma der Zelle Einschlüsse von wechselnder Form, Färbbarkeit und Lage auf, die als pathologisch veränderte Plasmapartien anzusehen sind. Je nach ihrer Lage innerhalb der Zelle führen diese Einschlüsse den Untergang der ganzen Zelle herbei, unter Loslösung derselben aus dem Epithel, oder die Einschlüsse werden ihrerseits, in eine Vacuole eingeschlossen, vom Plasma der Zelle resorbiert. Bald zerfallen sie dabei in unregelmäßige Brocken (Winkelzellen), bald treten stark färbbare Granula auf, die in einem schwach färbbaren homogenen bis locker gerinnseligen Stroma eingebettet sind (Medianzellen). Die Granula können aus der Vacuole in das Plasma gelangen und sich dort verstreuen.

3. Ein Vergleich der beschriebenen nucleären und plasmatischen Einschlüsse mit den von Calkins (1904) abgebildeten Entwicklungsstadien des *Cytoryctes variolae* macht es wahrscheinlich, daß ein Teil dieser Stadien nur Degenerationsprodukte von Kern und Plasma der erkrankten Zellen darstellen. Es gilt dies besonders von den »intranucleären« Stadien, die zum großen Teil als »Ringnucleolen« aufzufassen sind.

Zum Schluß meiner Arbeit möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Hofrat Prof. Dr. R. Hertwig, sowie dem ersten Assistenten, Herrn Privatdozenten Dr. R. Goldschmidt, meinen aufrichtigen Dank aussprechen für das ermutigende Interesse und für manchen wertvollen Rat, durch den ich meine Arbeit gefördert sah.

Literaturverzeichnis.

Arnold. J. 1908. Zur Morphologie des Leberglykogens und zur Struktur der Leberzellen. Virchows Archiv. Bd. 193. Heft 1 u. 2.

Borrel, A. 1903. Epithélioses infectieuses et épithéliomas. Annales de l'institut Pasteur. Vol. XVII.

Brasil. L. 1904. Appareil digestif des Polychètes. Arch. de Zool. (Lacaze-Duthiers) Serie 2.

Calkins, G. N. 1904. Life history of Cytoryctes variolae. Journal of Medical Research. Vol. XI.

Councilman, Magrath and Brinckerhoff. 1904. Anatomy and histology of variola. Journal of Medical Research. Vol. XI.

Councilman, W. T. 1904. Epicrisis. Ebenda.

Fischer, A. 1899. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas.

Frenzel. 1891. Der Mechanismus der Secretion. Centralblatt für Physiologie

Garnier. 1899. Structure et fonctionnement des cellules glandulaires séreuses etc. Journal d'Anatomie.

van Gehuchten. 1891. Le mécanisme de la sécrétion. Anat. Anz. Bd. VI.

Goldschmidt, R. 1904. Die Chromidien der Protozoen. Archiv f. Protistenkunde. Bd. V.

—— 1905. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XXI.

Hertwig. R. 1899. Über die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Bayr. Akad. d. Wissensch. II. Kl. Bd. XVII. Abt. I.

—— 1903. Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.

—— 1904. Die physiologische Degeneration von Actinosphaerium Eichhorni. Denkschrift d. Med. Nat. Ges. Jena. Bd. XI.

Hückel, A. 1898. Die Vaccinekörperchen. Beiträge zur path. Anat. u. allgem. Path. Ziegler. Supplementheft II.

Korschelt, E. 1891. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. IV.

Kuschakewitsch, S. 1907. Beobachtungen über Gregarinen usw. des Mehlwurmdarmes. Arch. f. Protistenkunde. Supplement. I.

Léger, L. et Duboscq. O. 1902. Les grégarines et l'épithélium intestinal chez les trachéates. Arch. de Parasitologie.

Obst, P. 1899. Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen usw. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 66.

Popoff, M. 1907. Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenkunde. Supplement. I.

—— 1908. Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforschung. Bd. I.

Prowazek, S. v. 1905—1907. Untersuchungen über Vaccine I, II, III. Arb. aus d. Kaiserl. Gesundheitsamt. Bd. XXII, XXIII, XXVI.

—— 1907. Chlamydozoa. Arch. f. Protistenkunde. Bd. X.

Rössle, R. 1904. Der Pigmentierungsvorgang im Melanosarcom. Zeitschr. f. Krebsforschung. Bd. II.

Schneider, K. C. 1902. Lehrbuch der vergl. Histologie der Tiere. Jena.

Schrumpf, P. 1905. Über die als Protozoen beschriebenen Zelleinschlüsse bei Variola. Med. Inaug. Dissert. Berlin.

SOLGER. 1896. Glandula submaxillaris des Menschen. Festschrift f. GEGENBAUER.
VAN DER STRICHT. 1904. La structure de l'œuf des Mammifères. Arch. de Biologie.
TIZZER. 1904. Etiology and Pathology of Vaccinia. Journal of Medical Research. Vol. XI.
VEJDOVSKY, F. 1907. Neue Untersuchungen über Reifung und Befruchtung. Kgl. böhm. Ges. d. Wissensch. Prag.
VIGNON, P. 1901. Recherches de cytologie générale sur les épithéliums. Arch. d. Zool. exp. et gén. Vol. IX.
v. WASIELEWSKY. 1901. Beiträge zur Kenntnis des Vaccine-Erregers. Zeitschr. für Hygiene. Bd. 38.
WEINLAND, E. 1902. Über Kohlehydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme bei Ascaris. Zeitschrift f. Biologie. Bd. 42.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

Nucleäre Degeneration.

Sämtliche Abbildungen sind mit dem ZEISSschen Zeichenapparat, homog. Öl-Immers. 1/12 (LEITZ), Ocular 3 (nur Figur 28—32 mit Ocular 5) bei 170 mm. Tubuslänge in Objekttischhöhe entworfen. Färbung: DELAFIELDs Hämatoxylin.

Fig. 1. *a* normale Kerne, *b* Kern im Beginn der hypertrophischen Degeneration, aus der normalen Stellung nach dem Lumen des Darmes hin verlagert.

Fig. 2—4. Allmähliche Sonderung der nucleären und chromatischen Komponente des chromatischen Nucleolus. Anwachsen der Nuclearsubstanz.

Fig. 5—6. Verdichtung des achromatischen Kernnetzes. Verdrängung des Chromatins an die Kernmembran.

Fig. 7—12. Kontraktion des verdichteten Kernnetzes. Sekundäre chromatische Verfärbung von Kernnetz und centralem Nucleolus.

Fig. 13. Degenerierter Kern mit verdichtetem Kernnetz. Die Sonderung von Chromatin und Nuclearsubstanz ist ausgeblieben.

Fig. 14—19. Homogenisierung und chromatische Verfärbung des Kernnetzes unter Auflösung des Nucleolus.

Fig. 20—25. Veränderung der Degenerationsbilder beim Auftreten mehrerer Nucleolen.

Fig. 26—27. Degenerierter Kern, der durch oberflächliche Lagerung der Nucleolen an Sporulationstadien parasitischer Protozoen erinnert. (Vgl. Fig. 27 mit Fig. 12, Tafel IV, BORREL-Färbung.)

Fig. 28—29. Kompliziertere Degenerationsbilder, entstanden durch Verteilung des Chromatins auf eine größere Zahl kleinerer Brocken. Fig. 28 prinzipiell gleichartig mit Fig. 17—19. Fig. 26 vgl. in der Färbung (BORREL) mit Fig. 13, Tafel IV.

Fig. 30—32. »Stäbchenförmige Einschlüsse« in degenerierten Kernen.

Fig. 33—35. Vacuoläre Auflösung des pyknotischen Kernnetzes.

Fig. 36—42. Bildung von »Ringnucleolen« durch Auftreten einer centralen Vacuole in den Nucleolen der degenerierenden Kerne.

Fig. 43—46. Bildung vieler kleiner, meist stark chromatischer Ringnucleolen.

Fig. 47—54. Kompliziertere Vacuolisationsbilder der vergrößerten Nucleolen.

Tafel III.

Cytoplasmatische Degeneration.

Die Größe der Figuren 67—72 und 81—84 entspricht Leitz Obj. 7a, Ocular 3. Für den Entwurf der anderen Zeichnungen wurde homog. Öl-Immersion $^1/_{12}$ (Leitz), Ocular 1 benutzt. Nur Figur 57—58 und 73—79 wurden bei Ocular 3 gezeichnet. Im übrigen gilt das für Tafel II Gesagte.

Fig. 67. Normale Darmepithelzellen. *b*. Basaler Chromidialapparat, *br*. Chromidialbrocken, deren Bildung von dem Chromidialsaum *s* auszugehen scheint. Vgl. Fig. 85—88.

Fig. 68—72 und 81—84. Degeneration und Ausstoßung einer Darmepithelzelle. Auftreten eines degenerativen Plasmaeinschlusses zwischen äußerer Darmcuticula und Zellkern.

Fig. 68. Vergrößerter basaler Chromidialapparat.

Fig. 69—70. Seine Verdichtung, Wachstum und schärfere Abgrenzung gegen das umgebende Plasma.

Fig. 71—72. Verlagerung des Kerns durch den Einschluß. Beginnende Ablösung der Zellbasis von der Cuticula.

Fig. 81—84. Stadien der Zellausstoßung.

Fig. 59 und 60. Normaler und vergrößerter basaler Chromidialapparat aus dem Darmepithel einer anderen *Ascaris*.

Fig. 61, 62, 65, 75—78 zeigen die Schwankungen in Lage, Form und Färbbarkeit der in diesem Darm beobachteten Plasmaeinschlüsse. In Fig. 77 sind die in das Plasma übergehenden Fortsätze besonders deutlich.

Fig. 65, 66, 80, 55*a—g*. Resorptionsstadien der Einschlüsse unter Loslösung vom Plasma, Corrosion und bröckligem Zerfall.

Fig. 56*a—g*. Körniger Zerfall der Einschlüsse innerhalb der umschließenden Vacuole. Sonderung in granuläre, stark färbbare und gerinnselige, schwach färbbare Substanz.

Fig. 63. Regelmäßige Lagerung der Granula in den Hohlräumen eines schwach färbbaren Maschenwerkes.

Fig. 85*v*. Vacuole, die nur noch Granula enthält.

Fig. 57—58. Bilder, die für den Austritt von chromatischer Substanz aus dem Kern zu sprechen scheinen.

Fig. 73*a—c*. Stadien der Kernzerstückelung.

Fig. 74 und 79. Zellen mit je zwei, in gleichem Degenerationsstadium befindlichen Kernen. Fig. 79 zeigt außerdem einen Plasmaeinschluß.

Fig. 64, 85—88. Freie Granulaanhäufungen innerhalb des Plasmas, ohne umschließende Vacuole.

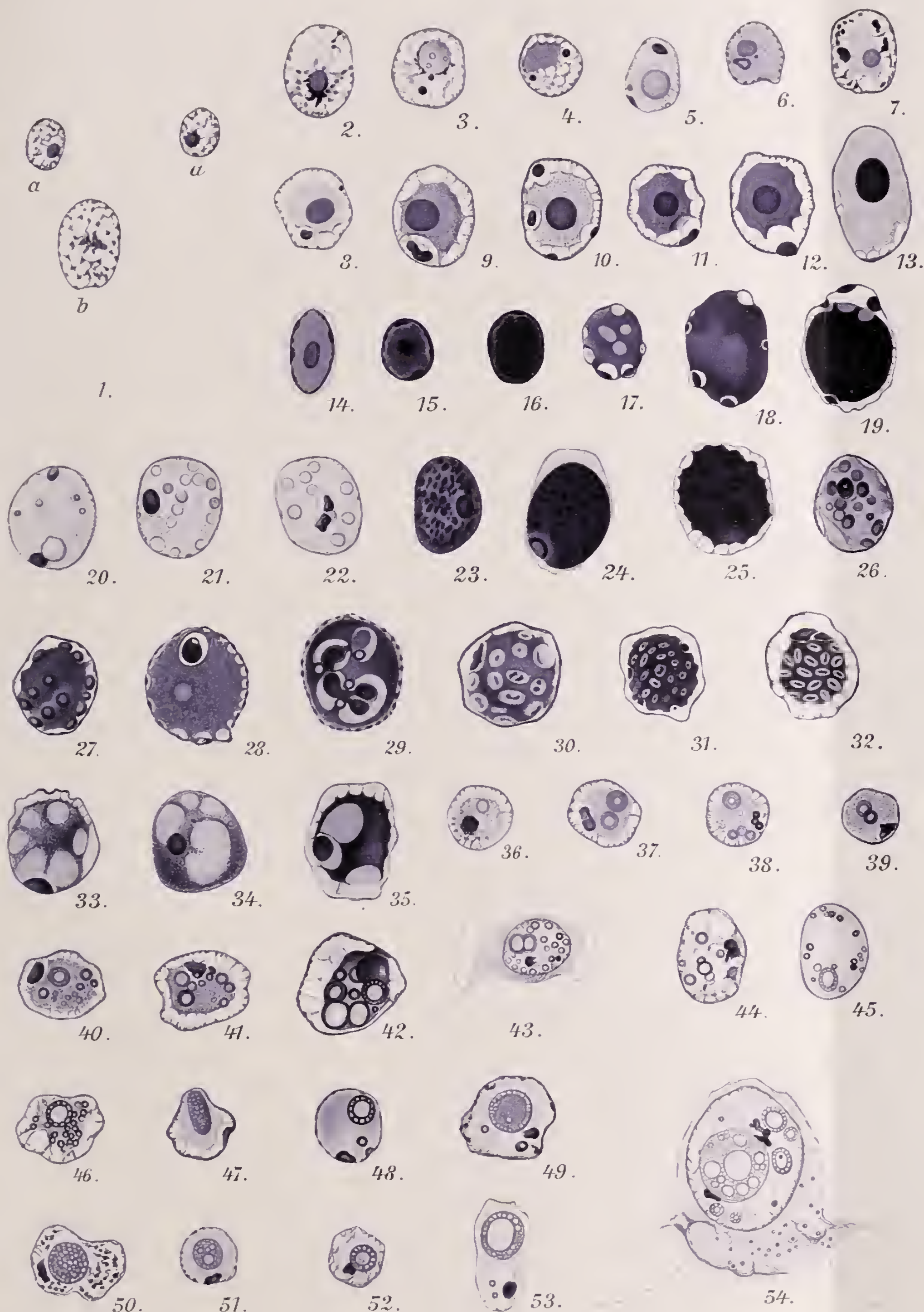
Die Figuren 59, 62, 63, 65, 67, 86—88 geben zugleich ein Bild von der schwankenden Form und Ausbildung des basalen Chromidialapparats.

Tafel IV.

Vergleich des *Cytoryctes variolae* (Calkins 1904) mit degenerativen Zelleinschlüssen bei *Ascaris*.

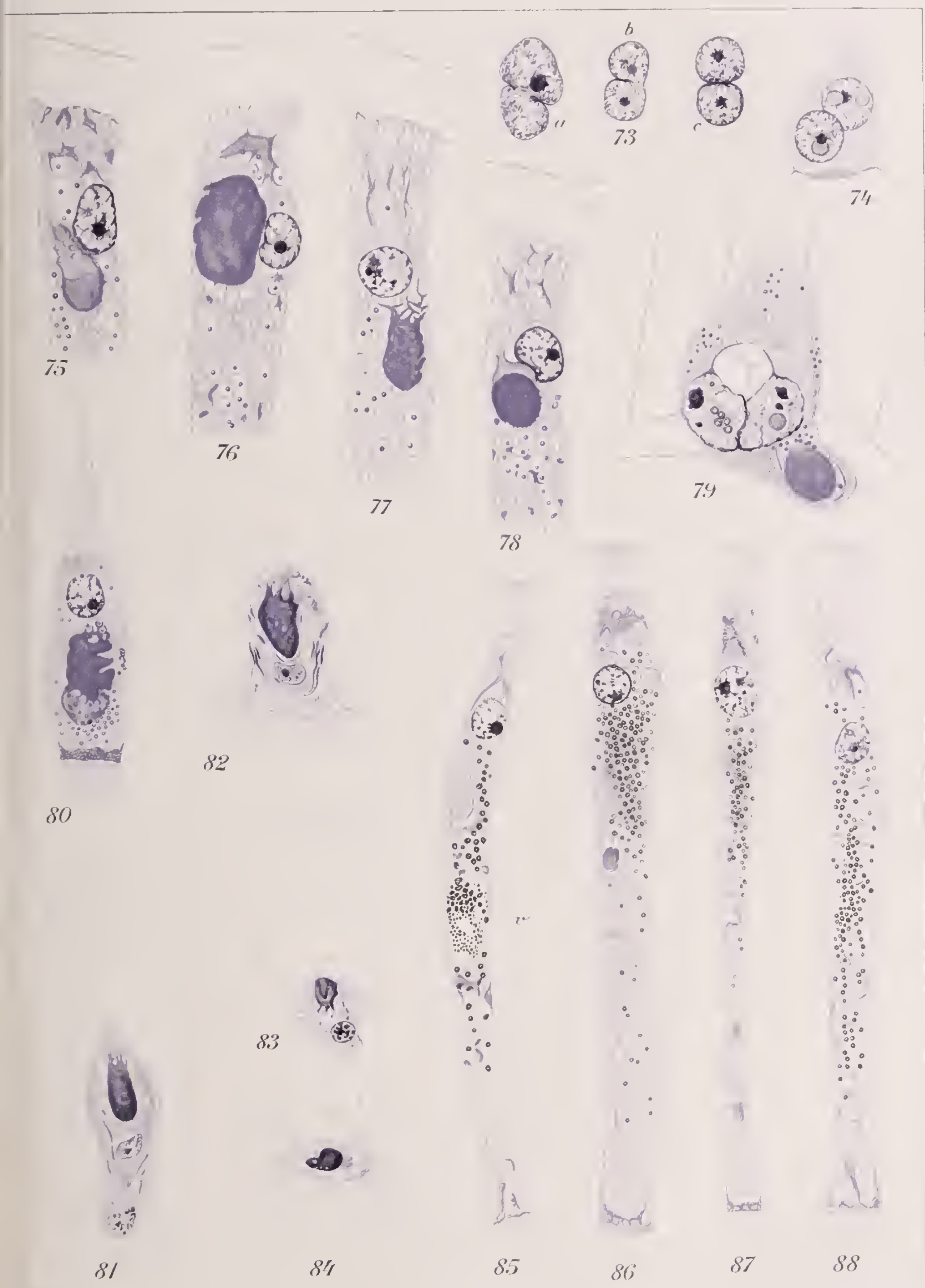
Fig. 1*a*—11*a* kopiert nach Calkins. Fig. 1*b*—13. sind mit dem Zeissschen Zeichenapparat, homog. Öl-Immersion $^1/_{12}$ (Leitz), Ocular 3 bei 170 mm Tubuslänge in Objekttischhöhe entworfen. Färbung: Magenta-Pikro-Indigokarmin.

Die Figuren 14—16 entsprechen in ihrer Größe der Öl-Immersion $^1/_{12}$ und Ocular 1. Die Färbung war Hämatoxylin-Bestsches Karmin. Mit Rücksicht

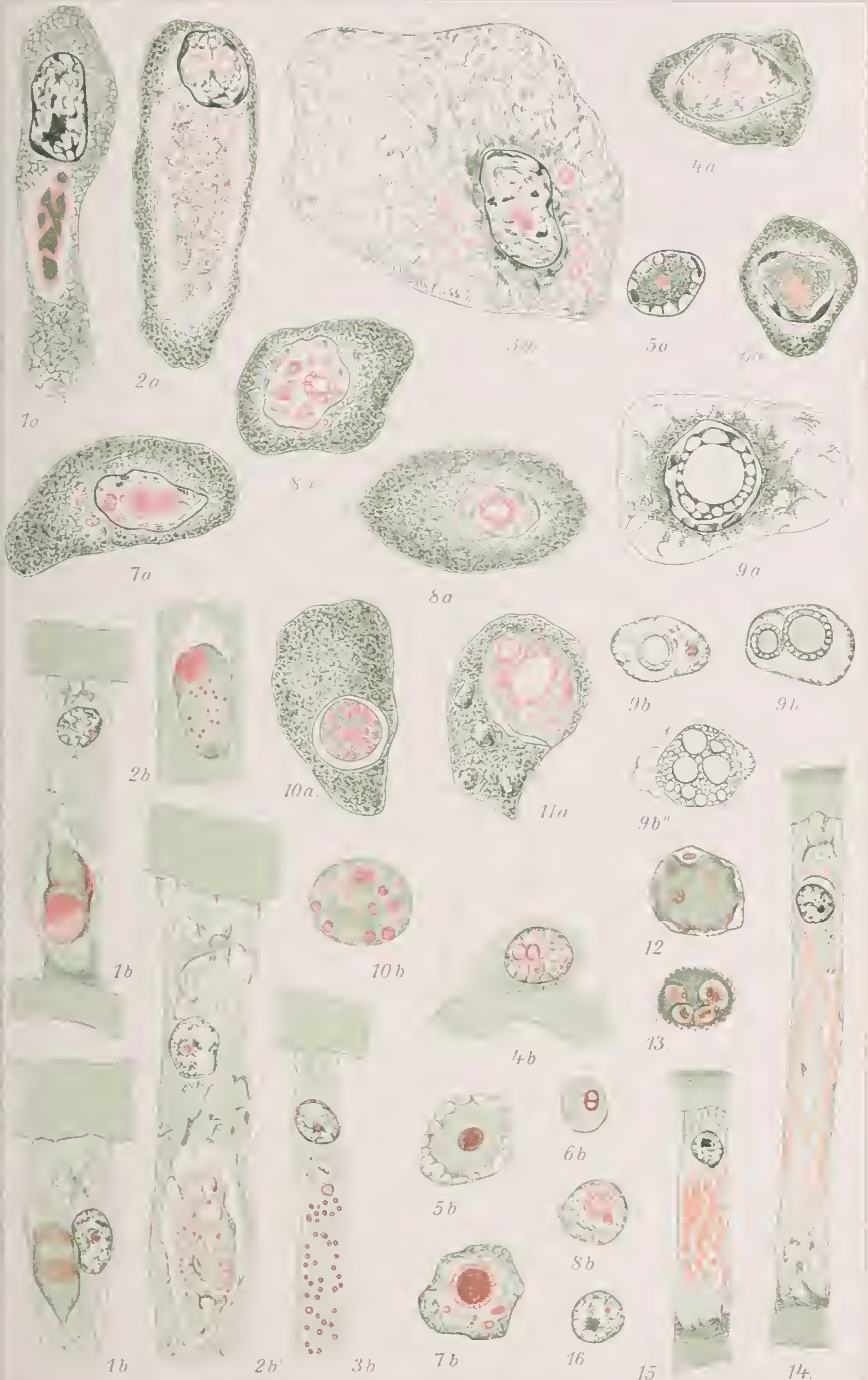


Ehrlich. Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst v E. A. Funke Leipzig


55
a
b
c
56
a
b
c
d
g
58
d
e
f
g
e
f
57
59
60
61
62
64
63
65
66
b.
br.
s
67
68
69
70
71
72



Lith Anst v E.A Funke, Leipzig
ngelmann in Leipzig



Wilhelm Engelmann

auf die Reproduktion ist der bläuliche Ton des Hämatoxylins durch Grün ersetzt worden.

Fig. 1*a*. (CALK. Fig. 6) »cytoplasmic form« (des *Cytoryctes*). »Protogonoplasm (rot) in clumps«.

Fig. 1*b* u. 1*b'*. Degenerativer Plasmaeinschluß bei *Ascaris*. Differenzierung in eine rot- und eine grün-tingierte Komponente.

Fig. 2*a*. (CALK. Fig. 13) »a late stage in gemmule formation«.

Fig. 2*b* und 2*b'*. Granulärer Zerfall der Einschlüsse bei *Ascaris*.

Fig. 3*a*. (CALK. Fig. 57) »a large, degenerated cell with spores in the cytoplasm, some of them undergoing partial development outside of the nucleus«.

Fig. 3*b*. Wahrscheinlich von zerfallenen Einschlüssen sich herleitende, in Auflösung begriffene Granula bei *Ascaris*.

Fig. 4*a*. (CALK. Fig. 60) »Early development of the intranuclear spores«.

Fig. 4*b*. »Ringnucleolen« in einem degenerierenden Kern bei *Ascaris*.

Fig. 5*a*. (CALK. Fig. 11*x*) »Unidentified form, possibly microgametocyte«.

Fig. 5*b*. Degenerierter Kern von *Ascaris* mit centralem Nucleolus und verdichtetem Kernnetz.

Fig. 6*a*. (CALK. Fig. 38) »The parent cell of the pansporoblast«. (». . . . a central mass of protogonoplasm, which here appears to be the nucleus of a cell«.)

Fig. 6*b*. Degenerierter Kern von *Ascaris* mit doppeltem »Ringnucleolus«.

Fig. 7*a*. (CALK. Fig. 61) »Secondary sporoblasts«.

Fig. 7*b*. Degenerierter Kern von *Ascaris* mit vergrößertem und oberflächlich vacuolisiertem Nucleolus. (Vgl. Tafel II, Fig. 49.)

Fig. 8*a*. (CALK. Fig. 62) »Later development stages of the secondary sporoblasts«.

Fig. 8*a'*. (CALK. Fig. 63) »Adult sporoblast, with peripherally arranged spores«.

Fig. 8*b*. »Ringnucleolus« mit vacuolisierter Wandung in einem degenerierenden Kern von *Ascaris*.

Fig. 9*a*. (CALK. Fig. 75) »residual structure«, a residuum of the secondary sporoblast.

Fig. 9*b*—9*b''*. Verschiedene Formen vacuolisierter Nucleolen in degenerierenden Kernen von *Ascaris*.

Fig. 10*a*. (CALK. Fig. 46) »Stage in the growth and differentiation of the primary sporoblasts« (rot).

Fig. 10*b*. Zahlreiche Nucleolen in einem degenerierenden Kern von *Ascaris* (vgl. Tafel II, Fig. 21).

Fig. 11*a*. (CALK. Fig. 50) »later stages in sporoblast formation«. (Vgl. Tafel II, Fig. 42. Umwandlung der zahlreichen kompakten Nucleolen zu »Ringnucleolen« mit teils vacuolisierter Wandung.)

Fig. 12. Vgl. Tafel II, Fig. 27.

Fig. 13. Vgl. Tafel II, Fig. 29.

Fig. 14. Verteilung des Glykogens in einer normalen, median gelegenen Darmepithelzelle. (Glykogen rot.)

Fig. 15. Das gleiche bei einer Winkelzelle.

Fig. 16. Glykogentropfen in dem Kern einer normalen Darmepithelzelle.

Experimentelle Zellstudien.

II. Über die Zellgröße, ihre Fixierung und Vererbung.

Von

Dr. Methodi Popoff.

(Aus dem Zoologischen Institut in München.)

Hierzu 10 Textfiguren und Kurven und Tafel V—VI.

Inhalt.

I. Teil.

I. Teil.

Einleitung.

Die eingehenden, langjährigen Untersuchungen GERASSIMOWS an *Spirogyra* und die Untersuchungen R. HERTWIGS an verschiedenen Protozoen (*Actinosphaerium*, *Paramaecium*, *Dileptus*) haben gezeigt, daß normalerweise für jede Zellenart ein bestimmtes Größenverhältnis zwischen Kern und Protoplasma bewahrt bleibt. Diese Erkenntnis der engen Beziehungen zwischen der Kern- und Protoplasmagröße, die HERTWIG unter dem Begriff der Kernplasmarelation zusammenfaßte, ist durch die theoretischen Ausführungen desselben zur Grundlage für die Erklärung vieler Vorgänge aus dem Zelleben geworden. In den verschiedentlich variierten Experimenten und den eingehenden Messungen, welche die gegenseitigen Kernplasmaumänderungen aufzudecken suchen, ist uns auf diese Weise ein Mittel gegeben, tiefer in einen Komplex von Erscheinungen aus dem Zelleben einzudringen, welche sich bisher schwer von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus betrachten ließen.

Von diesen Gedanken ausgehend habe ich im ersten Teil meiner experimentellen Zellstudien versucht, durch Messungen und Experimente denjenigen Prozessen, welche sich bei der gewöhnlichen Zweiteilung der Zellen abspielen, einen präzisen Ausdruck zu geben. Es zeigten diese an dem Infusor *Frontonia leucas* ausgeführten Messungen, daß die Größenzunahme des Plasmas und des Kerns zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen, in Zeitintervallen von je einer Stunde gemessen, nicht einen parallelen Verlauf aufweisen. Während die Plasmawachstumskurve, gleich nach beendeter Zellteilung anfangend und sich bis zu der nächsten darauffolgenden Teilung fortsetzend, eine allmähliche regelmäßige Steigerung erfährt, zeigt die Kernwachstumskurve zunächst eine sehr langsame Steigerung — funktionelles Wachstum (HERTWIG) —, um 2—2½ Stunden vor der Teilung (*Frontonia leucas* teilt sich bei einer Temperatur von 25° C einmal in 17 Stunden) emporzuschnellen und das Doppelte der Ausgangskerngröße zu erreichen — Teilungswachstum (HERTWIG) des Kerns. Unmittelbar vor dem Beginn dieser letzten Periode zeigt die Zelle im Verhältnis zu ihrem Ausgangsstadium eine sehr große Plasmamasse mit relativ sehr kleinem Kern, das ist der Zustand der Kernplasmaspannung.

Durch Durchschneidungsexperimente, ausgeführt vor und nach dem Moment der Kernplasmaspannung, habe ich versucht, die Bedeutung dieses Zustandes für die Zellteilung, ein Punkt, den schon Hertwig theoretisch hervorgehoben hat, auch experimentell genauer zu begründen. Sollte eben die Kernplasmaspannung das auslösende Moment der Zellteilung sein, so müßte, wenn man die Kernplasmarelation (durch Entfernen eines Teiles des Plasmas) vor dem Moment der Kernplasmaspannung herabsetzt, die bevorstehende Teilung verzögert werden, und zwar bis zu der Zeit, wo durch nachträgliches Wachstum des Protoplasmas die Zelle wieder den Moment der Kernplasmaspannung erreicht hat. Setzt dagegen die Herabsetzung der Kernplasmarelation nach dem Überschreiten des Kernplasmaspannungsmomentes ein, so müßte dieser künstliche Eingriff die Zellteilung nicht mehr verschieben können, da dieselbe schon ausgelöst ist. Die Ergebnisse dieser Experimente bestätigten vollkommen die oben entwickelten Anschauungen. Sie zeigten, daß der Zustand der Kernplasmaspannung ein wichtiger Moment im Zellenleben ist, welcher in enger Beziehung zu den Teilungsvorgängen der Zelle steht.

Indem ich diese Feststellungen über die Wachstumserscheinungen der einzelnen Zelle auf die Geschlechtszellen der Metazoen übertrug, habe ich versucht, die Zusammenballung des Chromatins während des Synapsisstadiums als Ausdruck des ansetzenden Teilungswachstums des Kerns aufzufassen. Wie bekannt, hat zuerst Woltereck den Gedanken ausgesprochen, daß unmittelbar nach der Synapsis die Anzeichen einer unterdrückten Zellteilung zu finden sind. Denselben Gedanken haben später R. Hertwig und auch ich, von meinen Befunden bei der Ovogenese von *Paludina* ausgehend, vertreten. Die an den wachsenden Geschlechtszellen von *Paludina* und *Ascaris mystax* ausgeführten Messungen (siehe Experim. Zellstudien, Abschnitt II) zeigten nun, daß das während des Leptotenstadiums langsam vor sich gehende Kernwachstum mit dem Eintreten der Synapsis auf einmal sehr energisch einsetzt. Die dadurch bedingten Diffusionsströmungen von dem Protoplasma nach dem Kerninnern zu reißen die im Leptotenstadium locker im Kern liegenden Chromatinschleifen mit sich und ballen sie im Diffusionswirbelcentrum zusammen.

Indem ich ferner von den Feststellungen an *Frontonia leucas* und den ausgeführten Messungen über die Variationen der Zellgröße bei einer und derselben Temperatur ausging, die dabei wahrzunehmenden Umänderungen der Kernplasmarelation betrachtete und sie weiter mit der Verschiebung derselben bei verschiedenen Temperaturen ver-

glich, habe ich versucht, auf die Momente, welche die Zellgröße bedingen und aktiv bei ihrer Umänderung eingreifen, näher einzugehen. Es zeigte sich nämlich, daß verschieden große Zellen bei einer und derselben Temperatur gezüchtet, normalerweise dieselbe Kernplasmarelation aufweisen. Diese Befunde auf die Metazoen ausdehnend, habe ich den Gedanken ausgesprochen, daß die Größe der Ausgangszelle ein wichtiges Moment in der Variation der individuellen Größe ist.

Die hier gegebene kurze Zusammenstellung einiger in den Experimentellen Zellstudien I aufgeworfenen Fragen zeigt jene Fülle von Problemen, denen man, von den Grundgedanken der Kernplasmarelationslehre ausgehend, näher treten kann.

Angesichts dieser Wichtigkeit des Gegenstandes habe ich versucht, manche der in den Zellstudien I gemachten Feststellungen etwas zu erweitern und zu vertiefen. Dies galt hauptsächlich von der Frage über die Größe der Zelle, der ich hier durch Versuche und Messungen nachgegangen bin. Da aber diese Frage noch in den früheren Studien ihren Ausgang von den Befunden über die Wachstumserscheinungen des Plasmas und des Kerns nahm, Befunde, die bis jetzt nur auf die an *Frontonia leucas* ausgeführten Messungen sich stützen, habe ich in der vorliegenden Arbeit auch eine Nachprüfung der Messungsergebnisse, die ich an diesem Holotrichen bekommen habe, unternommen.

So bilden denn im großen ganzen die vorliegenden Studien eine direkte Fortsetzung und weitere Ausarbeitung mancher in den Experimentellen Zellstudien I nur gestreiften Fragen.

Die Nachprüfung der Befunde über den Verlauf der Plasma- und Kernwachstumskurven zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen habe ich an dem Infusor *Paramaecium caudatum* unternommen. Die regelmäßige, länglich ovale Körpergestalt und der oval scheibenförmige Kern dieses Infusors sind sehr günstig für die Ausführung von Messungen. Einen weiteren Vorteil, den *Paramaecium* als Untersuchungsobjekt bietet, ist seine starke Vermehrungsfähigkeit. Bei einer konstanten Temperatur von 25° C., bei welcher die Experimente ausgeführt wurden, teilt sich *Paramaecium caudatum* regelmäßig einmal in 8 Stunden, d. h. mehr als zweimal rascher als *Frontonia leucas*..

Die Paramaecien wurden als Reinkulturen in Uhrschälchen gezüchtet. Dabei bediente ich mich der von H. Rautmann eingeführten

Bakterienzüchtungsmethode. Kleine Portionen der auf Kartoffeln gezüchteten Reinkulturen vom Bakterium *Proteus mirabilis* (näheres darüber siehe in der Arbeit von Rautmann selbst) wurden jeden Tag in sterilisiertem Wasser fein aufgeschwemmt und den ebenfalls in sterilisierten Uhrschälchen gezüchteten Paramaecien mit ausgeglühter Pipette als Nahrung verabreicht. Auf diese Weise bekommt man ganz reine Infusorienkulturen. Natürlich wurde auch das Kulturwasser bis auf einige Tropfen jeden Tag ganz gründlich gewechselt. Auf diese Weise führte ich die Kultur, bevor ich mit den eigentlichen Versuchen angefangen habe, 3 Monate lang.

Bei den Experimenten für die Aufstellung der Teilungskurven habe ich denselben Weg eingeschlagen, den ich gelegentlich meiner Versuche mit *Frontonia leucas* eingehend beschrieben habe. Hier werde ich des leichteren Verständnisses wegen nur ganz kurz die Hauptmomente der Versuchsanordnung ins Gedächtnis zurückrufen. Es wurde jedesmal auf die Teilung des Tieres gewartet, das eine Tochtertier 10 Minuten nach der Teilung abgetötet, das andre z. B. 2 Stunden weiterkultiviert und erst dann abgetötet. Die Plasma- und die Kerngrößen beider Tiere wurden danach gemessen und untereinander verglichen. Auf diese Weise bekommt man eine Antwort darauf: 1. Wie weit das Plasma bzw. der Kern im Verhältnis zu dem 10 Minuten nach der Teilung abgetöteten Tier im Laufe von 2 Stunden gewachsen ist; 2. Wie sich im Laufe dieser Zeit die Kernplasmarelation im Vergleich zu ihrem Ausgangswert, wie er 10 Minuten nach der Teilung[1]) gegeben ist, verändert hat. Auf diese Weise habe ich die Umänderungen des Plasmas und des Kerns und die Verschiebung ihrer gegenseitigen Verhältnisse in Intervallen von einer Stunde von der einen bis zu der darauffolgenden Teilung festgestellt. Es kamen im ganzen 100 Tiere zur Messung. Diese Zahl, wenn auch nicht übermäßig groß, würde doch in Anbetracht der Übereinstimmung, welche diese Messungen mit dem bei *Frontonia* durch zahlreichere Angaben gewonnenen Resultate aufweisen, ausreichen, um den Feststellungen bei *Paramaecium* einen genügenden Grad von Exaktheit zu verleihen.

---

[1]) Die gleich nach der Teilung abgetöteten Paramaecien weisen noch einen etwas spitz ausgezogenen Kern auf, was bei den Messungen störend empfunden wird. Die verschiedenen probeweise gemachten Abtötungen ergaben, daß 10 Minuten genügen, um den Kern die normale, länglich scheibenförmige Gestalt annehmen zu lassen. Bei gut geführten Kulturen trifft man nach dieser Zeit nur selten Tiere, deren Kerngestalt Unregelmäßigkeit zeigt. Solche Tiere wurden bei den Messungen nicht berücksichtigt.

Ich möchte nur noch einen Vorteil hervorheben, den *Paramaecium* im Vergleich mit *Frontonia* aufweist. Infolge der reinen Bakterienfütterung ist der Körper von *Paramaecium* fast halb durchsichtig. Deshalb ist die Abtötung mit konzentrierter Sublimatlösung, die bekanntlich die Nucleoproteide sehr stark ausfällt, allein genügend, um die Kerngrenzen scharf umschrieben hervortreten zu lassen[1]. Eine nachträgliche Färbung war dann für die Ausführung der Messungen nicht erforderlich. Die Tiere wurden direkt mit einem Tropfen von der Sublimatlösung auf den Objektträger übertragen und bei normaler Tubuslänge, Ocul. 3, Objektiv 7 (Leitz) gemessen[2]. Das Ausfallen der Färbung und des mühseligen vorsichtigen Übertragens der Tiere bis ins Nelkenöl (wie das der Fall bei *Frontonia* war, bei welchem Tier wegen des undurchsichtigen Protoplasmas die Sublimatabtötung allein nicht ausreichte) hatte ferner den andern Vorteil, daß ich alle für die Messungen nötigen Abtötungen in einem Zeitraum von $1\frac{1}{2}$ Wochen zusammendrängen konnte, was für die Einheitlichkeit der Resultate von gewisser Wichtigkeit ist. Denn die langdauernden Züchtungen von Infusorien haben gezeigt (näheres darüber siehe in »Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen«), daß in bestimmten Zeitintervallen die Größe der Kulturtiere regelmäßigen Schwankungen unterworfen ist. Im gegebenen Fall kommen diese kleinen Mißstände gar nicht in Betracht[3].

Einige von den durch diese Messungen erhaltenen Zahlen gebe ich in der Tabelle S. 130—133 wieder.

---

[1] Die Tiere wurden direkt in die Sublimatlösung eingespritzt. Bei diesem Abtötungsverfahren zeigten weder Kern noch Plasma Schrumpfungen.

[2] Da es bei diesen Messungen hauptsächlich auf Relationen ankommt, habe ich die durch den Ocularmikrometer erhaltenen Maße nicht in μ umgerechnet. Auf alle Fälle entsprach bei den oben genannten Vergrößerungen ein Teilstrich von dem Ocularmikrometer 2,73 μ.

[3] Sowohl das Plasma wie auch das Kernvolumen habe ich als das eines dreiachsigen, ovalen Körpers nach der Formel $\frac{4}{3}\pi abc$ ausgerechnet, wobei abc die Halbwerte der drei verschiedenen senkrecht aufeinanderstehenden Körperachsen darstellen. Die Messungen zeigten, daß die Dicke und die Breite des Plasmakörpers nicht sehr voneinander verschieden sind, beim Kern dagegen, speziell beim Vergleichstiere (mit dem Namen »Vergleichstier« bezeichne ich das 10 Minuten nach der Teilung abgetötete Tier. Unter »Versuchstier« verstehe ich das weiterkultivierte und erst nach einer bestimmten Anzahl von Stunden abgetötete Tier), wie dies der Fall auch für *Frontonia* war, zeigten sich beträchtliche Unterschiede, indem die Kerndicke fast durchgehend die Hälfte der Breite ausmachte.

Tabelle für die Veränderungen der Kern- und Plasmagröße v
Teilungen bei ein

Teilung	Tochtertiere		Zahl der von der Teilung verflossenen Stunden	Plasma			
				Dimension		Volumen	
	Vergleichstier abgetötet	Versuchstier abgetötet		Vergleichstier	Versuchstier	Vergleichstier	Versuchstier
3. I. 09 3.^{36} Nachm. Nr. 1	3.^{46} Nachm.	4.^{46} Nachm.	1	L = 55 Br = 23 D = 22	L = 59 Br = 23 D = 22	Vpl = 14575,96 Vpl — Vk = 14292,66	Vpl = 15636 Vpl — Vk = 15352
3. I. 09 3.^{38} Nachm. Nr. 2	3.^{48} Nachm.	4.^{48} Nachm.	1	L = 55 Br = 23 D = 23	L = 62 Br = 24 D = 23	Vpl = 15238,51 Vpl — Vk = 14903,31	Vpl = 17904 Vpl — Vk = 17548
3. I. 09 3 Nachm. Nr. 3	3.^{10} Nachm.	5.^{10} Nachm.	2	L = 56 Br = 23 D = 22	L = 62 Br = 23 D = 22	Vpl = 14840,98 Vpl — Vk = 14560,50	Vpl = 16431 Vpl — Vk = 16148
1. I. 09 6.^{30} Nachm. Nr. 4	6.^{40} Nachm.	8.^{40} Nachm.	2	L = 54 Br = 22 D = 21	L = 62 Br = 24 D = 22	Vpl = 13066,51 Vpl — Vk = 12798,35	Vpl = 17145 Vpl — Vk = 16744
3. I. 09 3.^{18} Nachm. Nr. 5	3.^{28} Nachm.	6.^{28} Nachm.	3	L = 54 Br = 21 D = 21	L = 61 Br = 26 D = 20	Vpl = 12472,58 Vpl — Vk = 12221,18	Vpl = 16613 Vpl — Vk = 16328
1. I. 09 9.^{50} Vorm. Nr. 6	10 Vorm.	2 Nachm.	4	L = 48 Br = 20 D = 19,5	L = 57 Br = 21 D = 20	Vpl = 10056 Vpl — Vk = 9821,36	Vpl = 13732 Vpl — Vk = 13468
5. I. 09 9.^{30} Vorm. Nr. 7	9.^{40} Vorm.	2.^{50} Nachm.	5.^{10}	L = 55 Br = 23 D = 22	L = 67 Br = 26 D = 27	Vpl = 14575,96 Vpl — Vk = 14307,56	Vpl = 24634 Vpl — Vk = 24313

[1]) Mit Vpl bezeichne ich das Plasmavolumen, mit Vk das Kernvolumen. Vpl — Vk bezeichnet (s
des gemessenen *Paramaeciums*.

ramaecium caudatum zwischen zwei aufeinanderfolgenden
nperatur von 25° C.

Kern				Kernplasma-relation		Koeffizient des Plasmawachstums Ausgangsgröße 1,00	Koeffizient des Kernwachstums Ausgangsgröße 1,00	Wachstum der Kernplasma-relation	Bemerkungen
Dimension		Volumen							
leichs-ier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier	Vergleichs-tier	Versuchs-tier				
= 20 = 7 = 4	L = 16 Br = 8 D = 4,5	283,30	283,30	50,4	54.1	1.07	1,00	1,07	
= 16 = 8 = 5	L = 16 Br = 8,5 D = 5	335,20	356,15	44,46	49,27	1,17	1,062	1,10	
= 17 = 7 = 4,5	L = 15 Br = 9 D = 4	280,48	282,82	51,9	57,8	1,10	1,01	1,11	
= 16 = 8 = 4	L = 16 Br = 8 D = 4,5	268,16	301,18	47,6	55,5	1,30	1,12	1,16	
= 15 = 8 = 4	L = 17 Br = 8 D = 4	251,40	284,92	48,6	57,3	1,33	1,13	1,18	
= 16 = 7 = 4	L = 18 Br = 7 D = 4	234,64	263,97	41,8	51,0	1,37	1,12	1,21	
= 16 = 8 = 4	L = 17 Br = 8 D = 4,5	268,16	320,53	53,3	75,8	1,70	1,19	1,42	

involumen des Plasmas nach dem Abzug des Kernvolumens (Vk). L = Länge, Br = Breite, D = Dicke

Teilung	Tochtertiere		Zahl der von der Teilung verflossenen Stunden	Plasma			
				Dimension		Volumen	
	Vergleichstier abgetötet	Versuchstier abgetötet		Vergleichstier	Versuchstier	Vergleichstier	Versuchstie[illegible]
4. I. 09 $9.^{13}$ Vorm. Nr. 8	$9.^{53}$ Vorm.	$3.^{53}$ Nachm.	6	L = 56 Br = 21 D = 21	L = 65 Br = 26 D = 25	Vpl = 12934,53 Vpl — Vk = 12641.23	Vpl = 221[illegible] Vpl — Vk = 217[illegible]
4. I. 09 $9.^{26}$ Vorm. Nr. 9	$9.^{36}$ Vorm.	$3.^{26}$ Vorm.	6	L = 58 Br = 23 D = 22	L = 62 Br = 28 D = 27	Vpl = 15371.01 Vpl — Vk = 15068.29	Vpl = 24[illegible] Vpl — Vk = 241[illegible]
5. I. 09 $9.^{02}$ Vorm. Nr. 10	$9.^{12}$ Vorm.	$4.^{12}$ Vorm.	7	L = 57 Br = 22 D = 27	L = 74 Br = 26 D = 26	Vpl = 14449,21 Vpl — Vk = 14128,68	Vpl = 262[illegible] Vpl — Vk = 257 5[illegible]
5. I. 09 $10.^{33}$ Vorm. Nr. 11	$10.^{43}$ Vorm.	$5.^{43}$ Vorm.	7	L = 57 Br = 24 D = 23	L = 70 Br = 30 D = 29	Vpl = 17442.97 Vpl — Vk = 17107,77	Vpl = 318[illegible] Vpl — Vk = 313[illegible]
4. I. 09 $8.^{15}$ Vorm. Nr. 12	$8.^{25}$ Vorm.	$4.^{25}$ Nachm.	8	L = 60 Br = 21 D = 20	L = 68 Br = 28 D = 27	Vpl = 13198,50 Vpl — Vk = 12940.50	Vpl = 269 9[illegible] Vpl — Vk = 264 0[illegible]
4. I. 09 $8.^{26}$ Vorm. Nr. 13	$8.^{36}$ Vorm.	$4.^{36}$ Nachm.	8	L = 58 Br = 21 D = 21	L = 70 Br = 28 D = 26	Vpl = 13396,48 Vpl — Vk = 13111.56	Vpl = 266[illegible] Vpl — Vk = 260[illegible]
4. I. 09 $8.^{25}$ Vorm. Nr. 14	$8.^{35}$ Vorm.	$4.^{35}$ Nachm.	8	L = 60 Br = 23 D = 21	L = 74 Br = 28 D = 28	Vpl = 15178.27 Vpl — Vk = 14857.74	Vpl = 303[illegible] Vpl — Vk = 297[illegible]
4. I. 09 $8.^{30}$ Vorm. r. 15	$8.^{40}$ Vorm.	$4.^{40}$ Nachm.	8	L = 55 Br = 22 D = 21	L = 70 Br = 30 D = 25	Vpl = 13350,39 Vpl — Vk = 13065,47	Vpl = 274[illegible] Vpl — Vk = 269[illegible]

Kern				Kernplasmarelation		Koeffizient des Plasmawachstums Ausgangsgröße 1,00	Koeffizient des Kernwachstums Ausgangsgröße 1,00	Wachstum der Kernplasmarelation	Bemerkungen
Dimension		Volumen							
…eichs- …er	Versuchs- tier	Vergleichs- tier	Versuchs- tier	Vergleichs- tier	Versuchs- tier				
= 14 = 8 = 5	L = 19 Br = 9 D = 4	293,30	358,24	43,1	60,7	1,72	1,22	1,40	
= 17 = 8,5 = 4	L = 16 Br = 11 D = 4	302,73	368,72	49,7	65,5	1,60	1,21	1,32	
= 15 = 9 = 4	L = 20 Br = 10 D = 5	320,53	497,56	44,07	52,07	1,81	1,55	1,18	
= 16 = 8 = 5	L = 18 Br = 11 D = 5	335,20	518,51	51,0	60,5	1,83	1,54	1,19	
= 16 = 8 = 4	L = 21 Br = 9 D = 5	258,16	496,93	50,12	53,18	2,04	1,90	1,06	
= 17 = 8 = 4	L = 15 Br = 11 D = 7	284,92	605,04	47,02	43,9	1,99	2,12	0,93	
= 17 = 8 = 4,5	L = 20 Br = 9 D = 7	320,53	659,92	46,3	45,1	2,00	2,06	1,02	
= 17 = 8 = 4	L = 30 Br = 7 D = 5	284,92	549,94	46,0	49,0	2,05	1,93	1,07	Der Kern bandförmig ausgezogen; direkt vor der Durchschnürung.

Im folgenden werde ich kurz die Hauptergebnisse dieser Messungen hervorheben.

1. Plasmawachstum. Beim Durchsehen der Tabelle erkennt man, daß das Plasma, gleich nach der Teilung beginnend, ein allmähliches ununterbrochenes Wachsen zeigt, bis zum Augenblick, wo die Teilung ansetzt, in welchem Moment das Plasma das Doppelte der Ausgangsgröße erreicht hat. Z. B. 8 Stunden nach der Teilung beläuft sich das Plasmavolumen beim Versuchstier Nr. 15 auf 26946,94, während dasjenige des Vergleichstieres eine Größe von 13065,47 aufweist usw. Das genaue Vergleichen der einzelnen Plasmakörpermaße zeigt nun die interessante Erscheinung, daß die regelmäßige Steigerung des Plasmavolumens nicht Hand in Hand mit einer gleichmäßigen Vergrößerung der drei Plasmakörperdimensionen geht. Vielmehr zeigt der Plasmakörper in der Längsachse ein viel langsameres Wachstum als in den beiden Querachsen (vgl. z. B. die Körpermaße des Tieres Nr. 1 mit denjenigen der Tiere Nr. 7, 11, 12, 15 usw.). Dieser Umstand bringt es mit sich, daß die Tiere fast unmittelbar vor der Teilung einen im Vergleich mit der Länge der zwei bei der Teilung entstehenden Tochtertiere auffallend geringen Längendurchmesser zeigen. Z. B. unmittelbar vor der Teilung schwankt die Körperlänge zwischen 70—75. Diejenige der Tochtertiere beträgt aber 2 $\times$ 50 bis 55, was einer Länge von 100 bis 110 entsprechen würde. Erst während des Teilungsprozesses beginnt die rasche Ausziehung des Körpers der Länge nach, was die Abnahme der andern zwei Körperdimensionen herbeiführt, bis schließlich durch diese Umlagerung die für die Tochtertiere charakteristischen Plasmadimensionen erreicht sind.

Vielfach bei den Messungen von Tieren, die unmittelbar vor einer Teilung standen, habe ich Plasmavolumina ausgerechnet, welche die zu erwartende Doppelgröße etwas überstiegen. Diese Resultate sind erstens den Ungenauigkeiten bei der Messung zuzuschreiben und zweitens hauptsächlich durch die stärkere Anhäufung von Nahrungsvacuolen bei solchen Tieren zu erklären[1]).

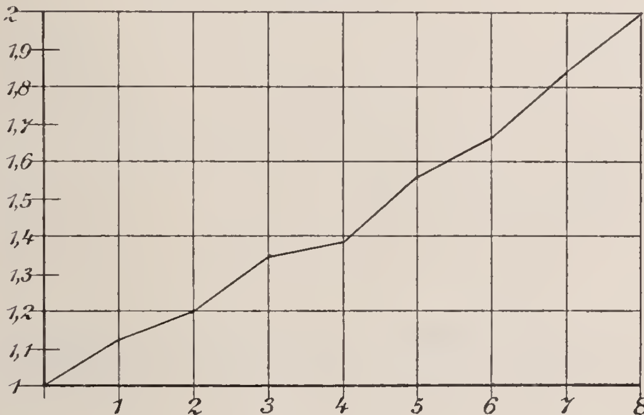
---

[1]) Die in der Tabelle wiedergegebene plötzliche Steigerung des Plasmavolumens von 1,37 auf 1,70 bei dem Tier Nr. 7 (5 Stunden nach der Teilung) hat nicht besonders viel zu sagen. Bei andern Messungen habe ich die zu erwartenden Werte von 1,45—1,55 bekommen. Dieser Fall zeigt aber die Variationen, die man bei Messungen dieser Art manchmal bekommen kann. Diese Abweichungen nehmen sicherlich eine gesonderte Stellung in den sonst regelmäßig ablaufenden Plasmawachstumserscheinungen ein.

Drückt man das Wachstum des Plasmas graphisch aus, und zwar so, daß auf die Abszisse die Zahl der vor der Teilung abgelaufenen Stunden und auf die Ordinate die Wachstumsgrößen während dieser Stunden eingetragen werden, so bekommt man die etwas zickzackartig verlaufende Linie der Textfig. A, die sich auf die Kurve *a* (Textfig. B) reduzieren läßt. Es fällt sofort auf, daß die Plasmawachstumskurve eine ganz allmähliche, regelmäßige Steigerung aufweist.

Interessant ist nun zu sehen, ob die Wachstumsintensität des Plasmas während zweier aufeinanderfolgender Teilungen immer dieselbe bleibt oder ob sie in bestimmten Intervallen manche Abweichungen zeigt. Für die Feststellung dieser Verhältnisse habe ich jedesmal die Wachstumszunahme des Plasmas von einer Stunde bis zur andern ausgerechnet, indem ich z. B. das Plasmavolumen, wie es in der 3. Stunde gegeben ist (1,33), von dem Plasmavolumen 2 Stunden nach der Teilung (1,20) abgezogen habe (= 0,13). Auf diese Weise habe ich die folgenden Zahlen bekommen:

Textfig. A.



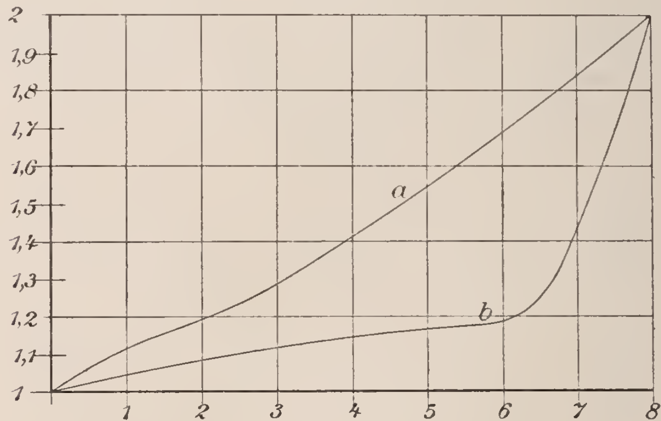
Stunde:	Stunde:
1 = 0,11	5 = 0,15
2 = 0, 9	6 = 0,12
3 = 0,13	7 = 0,12
4 = 0,10	8 = 0,18

Wenn man die kleinen Schwankungen außer acht läßt, so zeigen diese Zahlen eine ziemlich gleichmäßige Wachstumsintensität von

der 1. bis zur 7. Stunde. (Das Plasma wächst jede Stunde um etwa 0,12 des vorhergehenden Volumens.) Erst in der 8. Stunde ist ein intensiveres Wachstum (von 0,18) bemerkbar.

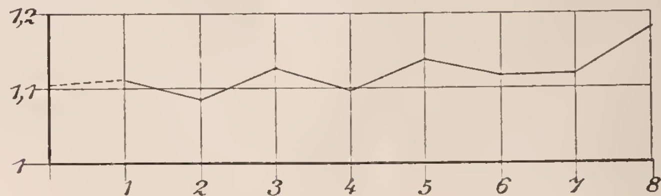
In der Textfig. C habe ich diese Verhältnisse unter Beibehaltung genau derselben Ordinaten- und Abszisseneinteilung wie in der

Textfig. B.



Textfig. A graphisch dargestellt. Die kleinen Schwankungen ausgenommen, zeigt die erhaltene Linie einen fast geradlinigen Verlauf bis zu der 7. Stunde: ein Ausdruck des immer gleich intensiv blei-

Textfig. C.

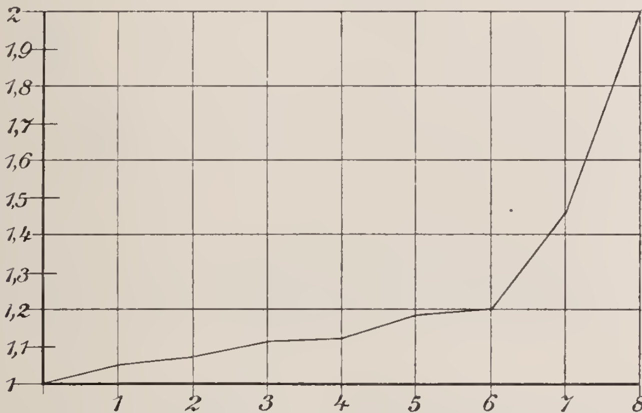


benden Wachstums. Nur die 8. Stunde zeigt eine unbedeutende Abweichung, indem die Wachstumslinie etwas in die Höhe schnellt.

2. Kernwachstum. Das Kernwachstum zeigt einen etwas komplizierteren Verlauf. Von dem Moment der beendeten Zellteilung an bis $1^1/_2$ Stunden vor der Teilung weist der Kern im Verhältnis zum Protoplasma ein sehr geringes Wachstum auf. Erst etwa $1^1/_2$ Stun-

den vor der Teilung[1]) beginnt der Kern sehr intensiv zu wachsen. Ist er bis zu dieser Zeit nur um 0,22—0,25 seiner ursprünglichen Größe ausgewachsen, so entspricht den letzten 1½ Stunden allein ein Wachstum von 0,75. Entsprechend diesem Wachstumsverlauf zeigt die Kernwachstumskurve der Textfig. D (dieselbe ist auf die gleiche Weise wie die Plasmawachstumskurve erhalten) vom Moment der Teilung anfangend zuerst einen sehr flachen Verlauf, um erst etwa in der Mitte der 7. Stunde ganz steil anzusteigen (siehe auch die Kurve *b* Textfig. B). In dem Wachstum des Kerns lassen sich infolgedessen zwei scharf gegeneinander begrenzte Perioden unter-

Textfig. D.



scheiden: 1. die Periode eines sehr langsamen Wachstums, während welcher die Zelle hauptsächlich an Größe zunimmt: d. i. die Periode des funktionellen Kernwachstums, und 2. die gleich darauffolgende Periode einer sehr intensiven Kernzunahme, die unmittelbar der Zellteilung vorangeht: d. i. die Periode des Teilungswachstums des Kerns.

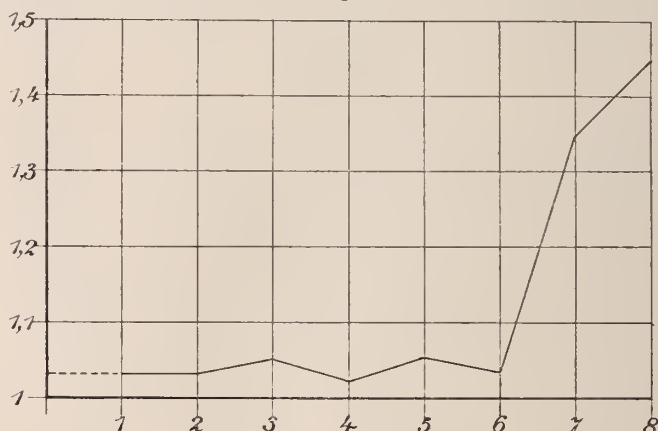
Infolge dieses eigentümlichen Verlaufes der Kernwachstumskurve zeigt auch die Tabelle

Stunde:	Stunde:
1 = 0,03	5 = 0,04
2 = 0,03	6 = 0,03
3 = 0,04	7 = 0,35
4 = 0,03	8 = 0,45

[1]) Die eine Stunde vor der Teilung ausgeführten Messungen weisen schon ein beträchtliches Kernwachstum auf.

und die nach ihr entworfene Kurve (Textfig. E) für die Intensität des Kernwachstums stark auffallende Schwankungen in den letzten 1½ Stunden[1]). Von der Mitte bis zum Ende der 7. Stunde haben wir ein Kernwachstum von 0,35, von der 7. bis zur 8. Stunde aber ein solches von 0,45, während in den einstündigen Intervallen der vorhergehenden 6 Stunden die Wachstumsintensität sich in den mäßigen Grenzen von etwa 0,03 durchschnittlich bewegt. Daher auch dieser zuerst flache Verlauf und die erst am Ende aufstrebende

Textfig. E.



Steigung der Kurve, welche die Intensität des Kernwachstums wiedergibt.

Bei den ähnlichen Messungen an *Frontonia* habe ich die Kernwachstumskurve komplizierter gefunden. Da war nämlich außer der Periode des funktionellen — und des Teilungswachstums in den ersten 3 Stunden nach der Teilung noch eine Verminderung des Kernvolumens nachzuweisen. Damals schon (siehe Experim. Zellstudien I) habe ich dieser Abweichung keine große Bedeutung beigemessen und versucht, dieselbe durch die nach der Teilung eintretende Zusammenziehung des Kerns zu erklären. Als Stütze für

---

[1]) Die Tabelle und die Kurve für die Intensität des Kernwachstums sind auf genau dieselbe Weise erhalten, wie ich das für die betreffenden Kurven des Plasmawachstums näher geschildert habe.

Hier möchte ich auch gleich bemerken, daß bei Herstellung der Kurven im allgemeinen nicht nur die in der Tabelle wiedergegebenen Zahlen benutzt wurden, sondern auch die vielen andern diesbezüglichen Messungen in Betracht gezogen sind.

die dort geäußerte Auffassung können nun die Messungen an *Paramaecium* herangezogen werden, bei welchen die Kernverkleinerung nicht zu konstatieren ist. Vielleicht hängt dies mit den beträchtlich kleineren Dimensionen des *Paramaecium*-Kerns zusammen, welche die Wahrnehmung dieser kleinen Kernumänderungen durch Messung erschweren.

3. Umänderung der Kernplasmarelation im Zeitraum zwischen zwei Teilungen.

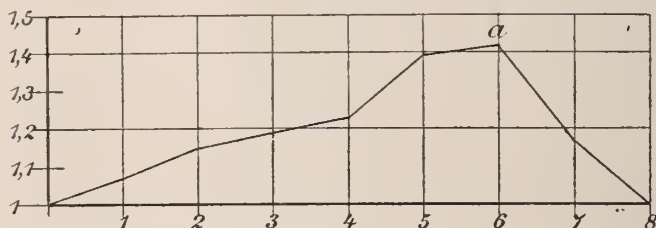
Infolge dieser Unterschiede im Verlauf der Wachstumskurven für Plasma und Kern finden in der Zeit zwischen zwei Teilungen die nachstehenden Verschiebungen in der Kernplasmarelation statt. Wie schon erwähnt, bezeichnet die Kernplasmarelation jenen Koeffizienten, den man erhält, wenn man die Plasmamasse durch die Kernmasse dividiert. Dieser Koeffizient schwankt für die Tiere gleich nach der Teilung durchschnittlich genommen zwischen 45—50. Da nun in den ersten $6^1/_2$ Stunden nach der Teilung das Plasma ein weit stärkeres Wachstum aufweist als der Kern, kommt es dazu, daß im Verlauf dieser Stunden sich ein Mißverhältnis zwischen Plasma- und Kernmasse ausbildet, und zwar in dem Sinne, daß die Zelle im Laufe der Zeit einen im Verhältnis zur Plasmamasse immer kleineren Kern aufweist als die Ausgangszelle. Diese Verschiebung des Kernplasmaverhältnisses zugunsten des Protoplasmas kommt in dem Wachstum des Quotienten zum Ausdruck. So z. B. für das Tier Nr. 1 ist in der 1. Stunde nach der Teilung die Kernplasmarelation von 50,4 auf 54,1 oder um 0,07 gestiegen. In der 6. Stunde (Tier Nr. 8) ist sie schon von 43,1 bis 60,7 gestiegen, oder die Kernplasmarelation ist um 0,40 weiter gewachsen. Sowie aber das Teilungswachstum des Kerns beginnt, kommt es zu einer umgekehrten Bewegung im Wachstum der Kernplasmarelation. Mit dem Beginn des starken Wachstums des Kerns macht sich ein sehr rasches Sinken der Kernplasmarelation bemerkbar, d. h. es tritt jetzt eine Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Kerns ein, so daß in der 7. Stunde nur noch ein Anwachsen des Quotienten (Tier Nr. 10) von 44,07 auf 52,07 zu bemerken ist, oder die Kernplasmarelation ist nur um 0,18 größer geworden als die Ausgangskernplasmarelation. In der 8. Stunde schließlich, wo sowohl Kern wie auch Plasma ihre doppelte Größe erreichen, sinkt die Kernplasmarelation wieder zu ihrer ursprünglichen Ausgangsgröße, so z. B. für das Tier Nr. 14 ist dieselbe für das Ausgangstier 46,3 und für das Versuchstier 45,1, d. h. zwischen diesen beiden Kernplasmaverhältnissen besteht nur ein

Unterschied von 1,2. In diesem Moment beginnt die Durchschnürung der Zelle.

Trägt man nun das Anwachsen der Kernplasmarelation auf der Ordinate ab und vermerkt man, wie bei den vorhergehenden Kurven, die Zahl der nach der Teilung abgelaufenen Stunden auf der Abszisse, so bekommt man die Kurve Textfig. F. Hier merkt man, daß die Kurve, dem steten Anwachsen der Kernplasmarelation gemäß, bis zu der 6. Stunde nach der Teilung andauernd in die Höhe steigt, um gleich darauf bei Beginn des starken Kernwachstum wieder mit einem sehr steil nach unten strebenden Schenkel rasch zu sinken und in der 8. Stunde wieder die Abszisse zu berühren.

In dem Punkt *a*, wo die Kurve ihren Gipfel erreicht, besitzt die Zelle im Verhältnis zum Protoplasma den kleinsten Kern. Das ist

Textfig. F.



der Zustand im Zellenleben, den R. Hertwig Kernplasmaspannung nannte, und dessen Bedeutung als anstoßgebendes Moment für die Teilung der Zelle ich eingehend in den Experimentellen Zellstudien I gewürdigt und durch Experimente zu stützen gesucht habe. Ich begnüge mich deshalb hier, auf dieselben zu verweisen.

Die vorstehenden Ausführungen bestätigen nun vollkommen meine früheren Messungen, die ich an dem Infusor *Frontonia leucas* gemacht habe. Aus der kurzen Zusammenstellung, die ich für diesen Teil meiner Befunde in der Einleitung zur vorliegenden Arbeit gegeben habe, ist die vollständige Übereinstimmung im Verlauf der Plasma- und Kernkurven für den Fall von *Frontonia* und *Paramaecium* ohne weiteres ersichtlich. Selbstverständlich stimmen dann auch die Umänderungen der Kernplasmarelation, die ja die direkte Funktion der beiden erwähnten Wachstumsmomente — des Kern- und Plasmawachstums — sind, vollkommen bei *Paramaecium* und *Frontonia* überein.

Nach diesen übereinstimmenden Messungsergebnissen an zwei verschiedenen Infusorienarten und nach den in demselben Sinne lautenden Orientierungsmessungen R. Hertwigs kann man es als feststehende Tatsache betrachten, daß während der normalen Wachstumserscheinungen der Zelle es zu einem ungleichmäßigen Wachstum des Kerns und des Protoplasmas kommt. Wir haben zu dieser Verallgemeinerung desto mehr Recht, als dieselben Erscheinungen, wie man aus einer im Jahre 1902 erschienenen Arbeit Gerassimows (»Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse.«) entnehmen kann, auch dem russischen Autor bei seinen genauen und umfassenden Messungen an *Spirogyra*-Zellen aufgefallen sind. In der oben erwähnten Abhandlung finden wir nähmlich den folgenden Passus, der mit den an *Frontonia* und *Paramaecium* gemachten Befunden übereinstimmt: »Nach Maß des Lebens der Zellen wächst die Masse des Protoplasmas und der Chlorophylbänder stärker als die Kernmasse, und deswegen muß ein Moment eintreten, wo die Wirkung der Kerne sich schon als für die vergrößerte Masse des Zellkörpers ungenügend erweisen wird. Gerade dieser Zustand der Zelle (im Original als Randbemerkung: Worin speziell der Zustand des Kerns und der Zelle bei der Unzulänglichkeit der Wirkung des Kerns und folglich bei dem Überfluß der übrigen Zellbestandteile im Verhältnis zu dem Kern besteht, können erst spätere Untersuchungen aufklären) wird wahrscheinlich zur Teilung des Kerns und der Zelle führen, wenn nur seitens der äußeren Bedingungen keine Hindernisse vorliegen. Infolge der Vergrößerung der Kernmasse bei der Teilung stellt sich das zerstörte Gleichgewicht zwischen dem Kern und den übrigen Bestandteilen der Zelle wieder her und in den Tochterzellen erweist sich die Kernmasse in bezug auf die übrigen Bestandteile gleichmäßiger verteilt, als es in der Mutterzelle der Fall war. Je größer die Menge der Kernmasse ist, desto bedeutender kann die Größe der Zelle sein, bis der Unzulänglichkeitszustand der Kernwirkung eintritt, welcher dann durch den Teilungsprozeß beseitig wird.«

Wie aus diesen Ausführungen Gerassimows zu ersehen ist, greifen dieselben Zellwachstumsvorgänge, die an freilebenden tierischen Zellen festgestellt werden konnten (Hertwig, Popoff), auch im Leben der Pflanzenzellen tief ein und führen so zur Auslösung der Teilungsprozesse der Zelle. Die Zellteilung hat infolgedessen ihre Ursache in dem durch die Lebensvorgänge immer wieder geschaffenen Mißstand zwischen Kern und Plasma (siehe Hertwig). In der Zell-

teilung haben wir demnach nur einen speziellen prägnanten Fall jener, wie es mir scheint, allgemeinen Erscheinung zu erblicken, wonach jeder Lebensprozeß sich selbst überlassen, ohne Hinzutreten von immer wieder regulatorisch wirkenden Momenten, zum Stillstand kommen müßte. Das Zellwachstum und die Zellteilung sind der Tätigkeit einer Sanduhr vergleichbar, welch letztere nach einer gewissen Spanne Zeit immer wieder umkippt und ihren Lauf an dem gegebenen Ausgangspunkte von neuem beginnt.

II. Teil.

Bei allen hier mitgeteilten Ergebnissen fällt nun auf, daß bei einer Temperatur von 25° C. der Kernplasmarelation der gleich nach der Teilung abgetöteten Paramaecien ein geringer Spielraum gegeben ist, und zwar bewegt sich in diesem Fall die Kernplasmarelation durchschnittlich zwischen 45—50. Genau solche ausgesprochene Konstanz der Kernplasmaverhältnisse habe ich auch bei meinen früheren Messungen an *Frontonia leucas* und *Stylonychia mytilus* konstatieren können. Diese Ergebnisse dürften uns zu dem Schluß berechtigen, daß normalerweise bei einer bestimmten Temperatur und sonst gleichen Existenzbedingungen ein bestimmtes Optimum von Kernplasmarelation vorhanden ist, bei dem die Lebensfunktionen der Zelle sich am besten abspielen.

Die Messungen an *Frontonia* und *Stylonychia* zeigten ferner, was schon aus früheren Messungsangaben R. Hertwigs hervorging, daß die niederen Temperaturen ein Faktor sind, welcher die Kernplasmaverhältnisse der Zelle beeinflussen kann, und zwar in folgendem Sinne. Die von einer höheren in niedrigere Temperatur gebrachten Frontonien und Stylonychien zeigten (Siehe Experim. Zellstudien I) schon nach der ersten Teilung eine je nach den Temperaturunterschieden verschieden stark auffallende Zunahme der Teilungsgröße der Zelle. Auf die Kernplasmaverhältnisse hin untersucht zeigten diese Zellen nicht nur absolut, sondern auch relativ einen größeren Kern als die Wärmetiere, d. h. bei den Kältetieren wird die Kernplasmarelation zugunsten des Kerns verschoben. Da die Wachstumskurven bei den Kältetieren einen ähnlichen Verlauf wie bei den Wärmetieren aufweisen (Messungen an *Frontonia leucas*), so kann man diese Zellvergrößerung auf den später eintretenden Moment der Kernplasmaspannung zurückführen: Das Plasma muß ja mehr anwachsen, um bei dem in der niederen Temperatur größer gewordenen Kern den Moment der Kernplasmaspannung erreichen zu können.

Zieht man noch die Befunde Hertwigs, Gerassimows, Boveris usw. in Erwägung, denen zu Folge eine größere Plasmamasse auch einen größeren Kern aufweist, daß ferner die bei denselben äußeren Bedingungen vorkommenden verschieden großen Zellen einer und derselben Art, trotzdem dieselbe Kernplasmarelation aufweisen (Experim.

Zellstudien I — Messungen an *Frontonia* und *Stylonychia*), so wird die kausale Abhängigkeit, welche zwischen Plasma- und Kerngröße existiert, klar. Die Umänderung der Kerngröße zieht nach sich eine Umänderung der Zellgröße.

In meinen früheren Studien habe ich die Frage der Zellgrößenschwankung im Zusammenhag mit den Temperaturveränderungen eingehend behandelt. Im nachfolgenden werde ich versuchen, der Frage der Zellgröße bei konstantbleibender Temperatur durch experimentelle Umänderung der Kerngröße näher zu treten.

I.

Schwankungen der Zellgröße bei einer und derselben Temperatur.

1. Als Übergang zu den im oben angedeuteten Sinne vorgenommenen Experimenten werde ich zuerst diejenigen Fälle von Schwankungen der Zellgröße besprechen, die hier und da in einer jeden Protozoenkultur auftreten.

a. *Stentor coeruleus.* — In einer *Stentor*-Kultur, die ich mir für verschiedene Experimente angelegt[1]) und jeden Tag genau durchgesehen habe, traten von Zeit zu Zeit, wenn auch selten, einige Stentoren auf, welche durch ihre geringere Körpergröße sofort in die Augen fielen. Auf die Kernverhältnisse hin untersucht zeigten nun einige von diesen Tieren einen der Menge des Protoplasmas angepaßten Kern. Er war kleiner und viel schlanker gebaut als der Kern der großen Tiere. Andre von den kleinen Tieren dagegen zeigten einen Kern, der seiner Masse nach demjenigen eines großen Tieres fast gleichkam. Alle diese kleinen Stentoren waren das Produkt von zufälligen Ungleichmäßigkeiten bei der Teilung. Es kommt nämlich vor, daß bei der Teilung das eine Tochtertier einen kleinen Kern und dementsprechend auch eine kleinere Protoplasmamasse erhält. Es kann sich aber bei solchen Teilungen auch ereignen, daß der Kern sich regelmäßig halbiert und nur eine ungleiche Verteilung des Protoplasmas eintritt, und zwar so, daß das eine Tier eine verhältnismäßig sehr kleine Protoplasmamasse erhält. Diese

---

[1]) Die Kultur führte ich in dicht schließenden großen Uhrschälchen. Das Wasser wurde regelmäßig jeden Tag gewechselt. Als Nahrung dienten *Chilomonas paramaecium*, die ich in großen Einmachgläsern mit Salatblättern gezüchtet habe. Bei einer Temperatur von 17—18° C vermehrten sich die Stentoren sehr regelmäßig, indem sie sich einmal in etwa 24 Stunden teilten. Diese Kultur führte ich ununterbrochen 4 Monate lang.

unregelmäßigen Teilungen habe ich ein paarmal direkt beobachten können. Interessant ist nun das Schicksal dieser Zwergindividuen.

Am 11. November 1907 habe ich von der Haupt-*Stentor*-Kultur ein durch ungleichmäßige Teilung entstandenes kleines Tier mit im Verhältnis zum Protoplasma normal großem Kern abgetrennt und bei einer Temperatur von 17—18° C. (Zimmertemperatur) weitergezüchtet. An demselben Tag trennte ich auch einen etwas die normale Größe überschreitenden *Stentor* und kultivierte ihn bei derselben Temperatur für sich allein weiter. Betrachten wir getrennt die einschlägigen Ergebnisse.

α. Die Kultur mit den kleinen Stentoren behielt vom 11. November anfangend einen Monat lang unabänderlich ihre ursprüngliche Ausgangsgröße bei[1], indem sie sich regelmäßig ein Mal in 26 Stunden teilte. (Die Teilungsrate wurde durch Züchtung einzelner Tiere bestimmt.) Da bei *Stentor* die unregelmäßige Körperform und die für Messungen ungeeignete Rosenkranzform des Kerns eine genaue Bestimmuug der Kernplasmarelation nicht gestattet, habe ich mich begnügt, von Zeit zu Zeit Tiere im Moment der Teilung zu zeichnen, um auf diese Weise sichere Anhaltspunkte über die Teilungsgröße der Tiere zu bekommen. Fig. 1a gibt die Teilungsgröße der Kultur am 23. November, d. h. 12 Tage nach dem Anlegen des Versuches wieder. Diese Teilungsgröße entspricht genau derjenigen der Ausgangstiere und fällt auch mit der am 29. November, d. h. 19 Tage nach dem Anlegen der Kultur (Fig. 1b) zusammen. Da es nicht wahrscheinlich war, daß bei der weiteren Kultivierung sich irgend welche besondere Größenverschiebungen zeigen würden, wurde am 12. Dezember die Kultur eingestellt.

---

[1] Hier gebe ich nur einen kurzen Auszug von dem Protokoll. Alle zur Beschreibung kommenden Kulturen in dieser Arbeit wurden wenigstens zweimal am Tag genau durchgesehen.)

11. XI. 07. Ein kleiner *Stentor coeruleus*. Kernplasmaverhältnisse normal.

22. XI. 07. Die Kultur stark vermehrt. Die Ausgangsteilungsgröße beibehalten.

23. XI. 07. Die Größe beibehalten. Ein Tier im Moment der Teilung gezeichnet. Ein Tochtertier gleich nach der Teilung abgetötet, das andre für Bestimmung der Teilungsrate weiter kultiviert.

25. XI. 07. Die Kultur in gutem Zustand, die Teilungsgröße beibehalten.

29. XI. 07. Die Größe vollkommen beibehalten. Ein Tier im Moment der Teilung gezeichnet.

9. XII. 07. Desgleichen.

12. XII. 07. Die Kultur in sehr gutem Zustand. Die Größe vollkommen beibehalten. Die Kultur eingestellt.

β. Die Kultur mit großen Stentoren zeigte einen ähnlichen Verlauf. Vom 11. November 1907 anfangend behielt sie bis zum 12. Dezember 1907 unabänderlich ihre normale Ausgangsteilungsgröße bei[1]. Während dieser Zeit zeigte sie dieselbe Teilungsgeschwindigkeit wie die Kultur mit kleinen Stentoren; auch sie teilte sich einmal in etwa 26 Stunden. Die von Zeit zu Zeit entnommenen Zeichnungen von sich teilenden Tieren zeigten immer einander entsprechende Größen, so z. B. Fig. 2a, welche die Teilungsgröße 10 Tage nach dem Anlegen der Kultur und Fig. 2b, welche dieselbe Größe weitere 5 Tage später wiedergibt, die alle beide ihrerseits der Ausgangsgröße der verwandten Kulturtiere entsprechen.

Da diese so auffallende Größendifferenzen zeigenden Stentoren trotzdem eine und dieselbe Teilungsrate zeigten, war es wünschenswert, genauere Daten über die Kernplasmaverhältnisse an abgetöteten und gefärbten Tieren zu erhalten. Da beim Einspritzen in die Pikrinessigsäure die Tiere fast kugelige Gestalt annehmen, ist es möglich, an der Hand der bei derselben Vergrößerung gemachten Zeichnungen sich schätzungsweise eine Vorstellung von der Kernplasmarelation der Tiere zu machen. Fig. 3 und 4, welche ein kleines und ein großes Tier darstellen, zeigen nun in der Tat, daß in beiden Fällen fast dieselben Kernplasmaverhältnisse vorhanden sind. Die Kerngliederzahl ist bei den kleinen Tieren gleich 7. Bei den großen Tieren schwankt sie von 9—10. Außerdem ist auch eine Differenz in der Größe der einzelnen Kernglieder zu bemerken: Dieselbe ist größer bei den größeren und viel geringer bei den kleineren Tieren.

Diese hier mitgeteilten Beobachtungen finden ihr Gegenstück in einem zufälligen Fund Aug. Grubers. Diesem Forscher kam lange Zeit aus einer Protozoenfundstelle eine kleine Stentorenvarietät zu

[1] Auszug aus dem Protokoll:

11. XI. 07. Ein großer *Stentor coeruleus* gleich nach der Teilung getrennt und weiter für sich gezüchtet.

21. XI. 07. Die Größe vollkommen beibehalten. Ein Tier während der Teilung gezeichnet. Vergleichsmaterial gleich nach der Teilung abgetötet.

24. XI. 07. Die Kultur in sehr gutem Zustand. Stark vermehrt. Die Ausgangsteilungsgröße beibehalten.

25. XI. 07. Wie am 21. XI.

28. XI. 07. Desgleichen. Die Größe vollkommen beibehalten.

29. XI. 07. Die Kultur außerordentlich stark vermehrt. Einige kleinere Tiere wahrgenommen; wahrscheinlich Ungleichmäßigkeiten bei der Teilung. Dieselben aus der Kultur entfernt.

2. XII. 07. Die Teilungsgröße vollkommen beibehalten. Die Kultur sehr stark.

12. XII. 07. Desgleichen. Die Kultur eingestellt.

Gesicht. Die von ihm gegebene Zeichnung zeigt deutlich das oben hervorgehobene Gleichgewicht zwischen Kern und Protoplasma.

Diese Ergebnisse stehen außerdem in vollkommener Übereinstimmung mit den Messungen, die ich an *Stylonychia mytilus* gemacht habe (Experim. Zellstudien I). Auch dort habe ich bei einer und derselben Temperatur verschieden große, wenn auch nicht so auffallend differente Kulturen lange Zeit züchten können, die alle eine und dieselbe Kernplasmarelation aufwiesen. Auch in jenen Fällen zeigten alle Tiere die normale Teilungsrate. Ähnliche Befunde über ungleichmäßige Zellteilungen, die trotzdem aber zu einem balancierten Kernplasmazustand bei den ungleichgroßen Tochtertieren führten, habe ich in den oben erwähnten Studien an der Hand von Messungen auch für *Frontonia* mitteilen können. Diese Befunde knüpfen direkt an die Versuche mit verschieden großen Frontonien an, auf deren Besprechung ich übergehe.

b. *Frontonia leucas.* — Eine durch eine ungleichmäßige Teilung entstandene, auffallend kleine *Frontonia* wurde am 11. November 1907 getrennt und allein weiterkultiviert. An demselben Tage habe ich auch eine Vergleichskultur mit einer großen *Frontonia* angelegt. Beide Kulturen habe ich bei einer Temperatur von 17—18° C. geführt. In der ganzen Zeit vermehrten sich die Tiere unter Beibehaltung ihrer respektiven Ausgangsgrößen (Siehe die Fig. 5a, welche eine kleine und die Fig. 5b, welche eine große *Frontonia* gleich nach der Teilung wiedergibt. 22. XI.) ganz normal[1]). Am 2. Dezember 1907

[1]) Auszug aus dem Protokoll:

a) Kleine Frontonien.

11. XI. 07. Die Kultur mit einem sehr kleinen Tier angelegt.

22. XI. 07. Die Teilungrröße vollkommen beibehalten. Die Kultur in gutem Zustand. Tiere gleich nach der Teilung abgetötet.

24. XI. 07. Die Teilungsgröße beibehalten.

29. XI. 07. Die Kultur stark vermehrt. Die Größe beibehalten.

2. XII. 07. In gutem Zustand. Die Größe beibehalten. Die Kultur eingestellt.

b) Große Frontonien.

11. XI. 07. Die Kultur mit einem Tier, das etwas größer als normal war, angelegt.

22. XI. 07. Die Kultur in sehr gutem Zustand. Die Teilungsgröße vollkommen beibehalten.

23. XI. 07. Desgleichen. Tiere gleich nach der Teilung abgetötet.

25. XI. 07. Die Kultur in sehr gutem Zustand. Die Größe beibehalten.

29. XI. 07. Desgleichen.

2. XII. 07. Desgleichen. Die Größe vollkommen beibehalten. Die Kultur eingestellt.

habe ich die Kulturen, da sie keine weiteren Umänderungen versprachen, eingestellt. Die an gleich nach der Teilung abgetöteten und gefärbten Tieren ausgeführten Messungen zeigten nun einen sehr großen Unterschied in den Körpergrößen, die sich wie 1:5 verhalten. Trotz alledem zeigten alle beide Kulturen die gleichen Kernplasmaverhältnisse, nämlich etwa 60[1].

Kultur	Datum	Dimensionen des Plasmas	Dimensionen des Kerns	Volumen des Plasmas	Volumen des Kerns	Kernplasmarelation
Große *Frontonia*	23.XI.07	L = 150 Br = 80 D = 70	L = 53 Br = 25–26 D = 11	Vpl = 840 000 Vpl — Vk = 825875	14 125	58
Kleine *Frontonia*	22.XI.07	L = 100 Br = 52 D = 30	L = 35 Br = 12 D = 5	Vpl = 156000 Vpl — Vk = 153480	2 520	60,9

Diese Ergebnisse decken sich vollkommen mit den Befunden an *Stentor coeruleus*. Sie zeigen deutlich, daß die Zellgröße einer Protozoenart nicht etwas Bestimmtes ist, sondern daß dieselbe äußerst variabel, leicht auf irgend welcher beliebigen Größenstufe fixierbar und Generationen hindurch übertragbar ist. Eine Hauptbedingung für diese beliebige Fixation der Zellgröße oder, was dasselbe ist, für die Entstehung von einzelnen Größenvarietäten bei derselben Art ist die Beibehaltung der für die gegebenen Existenzbedingungen normalen Kernplasmaverhältnisse. Die Berechtigung zu diesem Schlusse wird noch klarer aus den folgenden Experimenten.

---

[1] Die hier gefundenen Zahlen für die Kernplasmarelation von *Frontonia* bei einer Temperatur von 17—18° C stehen in gutem Zusammenhang mit meinen früheren Befnnden an demselben Infnsor (Experim. Zellst. I).

Wie ich schon zu Anfang dieses Kapitels erwähnt habe, ist mit der Erniedrigung der Temperatur eine Veränderung der Kernplasmarelation zugunsten des Kerns wahrznnehmen. So zeigten meine früheren Messnngen an *Frontonia* bei einer Temperatur von 25° C eine Kernplasmarelation von etwa 67, bei einer Temperatnr von 14° C dagegen nur eine solche von 54—57. Die Kernplasmarelation für die Temperatur von 17—18° C steht, wie auch zu erwarten war, zwischen diesen beiden Größen, und zwar näher der Kernplasmarelation bei einer Temperatur von 14° C.

Am 12. Dezember 1907 trennte ich zwei sehr kleine Stentoren aus der Hauptkultur und züchtete jeden für sich weiter. (Temperatur 17—18° C.) Das eine Tier (ich bezeichne es als Tier N) zeigte die Kernverhältnisse der vorher besprochenen Kultur von kleinen Stentoren, das andre Tier (das Tier M) zeigte aber trotz seiner Kleinheit einen unverhältnismäßig sehr großen Kern. Demgemäß wurde auch der Verlauf dieser beiden Kulturen ein ganz verschiedener.

Wie es zu erwarten war, behielt die Kultur N während der ganzen Zeit, ohne irgend welche Abweichungen zu zeigen, die ursprüngliche Ausgangsgröße bei[1]) (Siehe Fig. 6a — Gezeichnet am 12. XII. 07). Die Kernplasmaverhältnisse befanden sich eben in dem für *Stentor* unter den gegebenen Existenzbedingungen üblichen Gleichgewichtszustand. Die einmal erhaltene Teilungsgröße konnte infolgedessen fixiert werden: Die Ursache für eine nachträgliche Umänderung der Zellgröße fiel in diesem Falle vollständig weg. Da nach den schon früher gemachten Erfahrungen die Kultur keine Veränderungen versprach, wurde sie am 9. Januar 1908, d. h. nach etwa einem Monat, eingestellt.

Nicht so mit der Kultur M. Mit der Ausgangsgröße des Tieres von der Kultur N (Fig. 6a) beginnend, fing das Tier allmählich zu wachsen an. Einen Tag später (13. XII.) teilte sich dasselbe bei einer erheblich andern Größe (Fig. 6b). In der Folgezeit behielt das Tier die schon einmal erreichte Teilungsgröße bei[2]), wie es die Fig. 6c veranschaulicht, die ein sich teilendes Tier am 17. Dezember dar-

---

[1]) Auszug aus dem Protokoll der Kultur N.

12. XII. 07. Ein kleiner *Stentor* mit normal balancierten Kernplasmaverhältnissen.

14. XII. Das Tier hat sich geteilt. Die Größe beibehalten. Während der Teilnng gezeichnet.

16. XII. Die Größe vollkommen beibehalten. Die Kultur normal vermehrt.

22. XII. Desgleichen.

26. XII. Die Größe konstant. Vermehrung normal.

9. I. 08. Die Tiere klein geblieben. Stark vermehrt. Die Kultur eingestellt.

[2]) Auszug aus dem Protokoll der Knltnr M.

12. XII. 07. Ein kleiner *Stentor* wie in der Kultur N. Der Kern im Verhältnis zum Protoplasma groß.

13. XII. Das Tier ausgewachsen; in Teilung begriffen; gezeichnet.

22. XII. Die Tiere erheblich größer als in der Kultur N. Vermehrt. Die Teilungsgröße vom 13. XII. beibehalten.

9. I. 08. Die Größe vollkommen beibehalten. Vermehrung normal. Die Kultur eingestellt.

stellt. Da die Kultur keine andern Umänderungen von sich erwarten ließ, habe ich sie am 9. Januar 1908 ebenfalls eingestellt.

Für das Verständnis dieses Versuchsverlaufs muß das beim Ausganstiere vorhandene starke Mißverhältnis zwischen Kern und Plasma in Betracht gezogen werden. Um sich teilen zu können, mußte das Plasma so lange wachsen, bis die übliche Kernplasmaspannung und folglich auch die normale Kernplasmarelation erreicht wird. Da der Kern von Anfang an unverhältnismäßig groß war, mußte die Teilungsgröße der Zelle um einen bestimmten Grad steigen.

Dieser Fall findet sein Gegenstück in meinen früheren Durchschneidungsversuchen an *Frontonia leucas*. Beim Experimentieren mit Tieren, welche sich schon im Teilungswachstum des Kerns befanden, gelang es mir, ganz ungleichmäßige Teilungen hervorzurufen. Nach vollzogenem Teilungswachstum schnürte sich der Kern direkt in der Mitte durch, erhielt aber manchmal nur eine dünne Schicht von Protoplasma, während die andre Teilungshälfte die normalen Beziehungen zwischen Kern und Protoplasma aufwies. Diese letzteren Tiere teilten sich auch in der genau bestimmten Zeit normal weiter, während die andre Hälfte in ihrer Teilung, je nach dem vorhandenen Kernplasmaverhältnis, solange zurückblieb, bis wieder durch ein der Kerngröße entsprechendes Wachstum des Protoplasmas die normale Teilungsgröße erreicht werden konnte. Die vielen ähnlichen Versuche, bei denen eine genaue Messung des Kerns und des Plasmas möglich war und deren Resultate immer übereinstimmend lauteten, ermöglichen es, die Befunde an *Stentor coeruleus* von demselben Standpunkt aus zu betrachten. In beiden Fällen wächst die Zelle solange, bis durch die Teilung die normale Kernplasmarelation der Ausgangskerngröße gemäß wiederhergestellt wird.

Bei den bis jetzt besprochenen Fällen habe ich die zufällig von Zeit zu Zeit auftretenden ungleichmäßigen Zellteilungen als Ausgang für meine Kulturen benutzt. Jetzt lasse ich diejenigen Fälle folgen, bei welchen ich durch experimentelles Eingreifen eine Verschiebung in den Kernplasmaverhältnissen der Zelle und dadurch auch eine Umänderung der Zellgröße zu erzielen gesucht habe. Und zwar beginne ich mit dem

2. Durchschneidungsversuche.

Die in diesem Kapitel zu referierenden Versuche brachten für die uns interessierende Frage der Zellgröße, wie ich gleich voraus-

schicken möchte, keine prägnanten Resultate. Sie deckten aber eine Anzahl andre interessante Verhältnisse auf, die alle zu der Klärung der wechselseitigen Beziehungen des Kerns und des Plasmas beitragen. Manche von denselben mögen deshalb hier Erwähnung finden[1]. Bei den Durchschneidungsversuchen an *Stentor coeruleus* ging ich von folgenden Gedanken aus.

Indem R. Hertwig von der Kernplasmarelationslehre ausging und das sehr große Mißverhältnis betrachtete, das der Kern eines reifen Eies in bezug auf das Plasma zeigt, hat er den Gedanken ausgesprochen, daß diese summierte Kernplasmaspannung Anlaß zu den rasch anfeinanderfolgenden Furchungsteilungen gibt, die erst dann aufhören, wenn eine Normierung der Kernplasmaverhältnisse erreicht wird. Zu einer ähnlichen Auffassung des Furchungsprozesses sind früher auch Morgan und Boveri gekommen. Wenn man nun die Durchschneidungsversuche an *Stentor* so ausführen würde, daß es zu einer sehr starken Verschiebung in der Kernplasmarelation zugunsten des Plasmas käme, so würde es vielleicht möglich sein, auch beim *Stentor* rasch aufeinanderfolgende Teilungen zu erzielen, die erst dann aufhören werden, wenn die für die gegebenen Bedingungen nötige Kernplasmarelation erreicht wird. Auf diese Weise muß man sehr kleine Stentoren bekommen können. Die Resultate der vielen in dieser Richtung vorgenommenen Experimente fielen negativ aus, wie ich das an einem Beispiel beleuchten möchte.

Am 23. Dezember 1907 10^{15} Vorm. habe ich einen *Stentor*, der etwa 6—7 Stunden vor der Teilung stand, so durchgeschnitten, daß fast mehr als $^3/_4$ vom Protoplasma mit nur fünf Kerngliedern und das ganze Peristom erhalten blieb. Der kleine abgeschnittene Teil des Protoplasmas mit dem größeren Kernstück ist gleich nach der Operation zerflossen. Um 12^h Mittags fing das Tier an, eine unregelmäßige Form anzunehmen. Um 6^h nachmittags war das Tier wieder regelmäßig geworden, aber gar nicht ausgewachsen. Am 24. XII. 7^h Vorm. habe ich das Tier geteilt gefunden (die Teilung nach andern Daten zu urteilen wahrscheinlich vor etwa 6 Stunden abgelaufen). Es sind zwei Tiere, kleiner als normal, entstanden. Am 25. XII. 11^h Vorm. die Tiere sehr klein geblieben. Das Plasma sieht vacuolisiert aus. Am 28. XII. starben die Tiere, ohne sich geteilt zu haben. Die

---

[1] Die vielen Durchschneidungsversuche, die ich an *Stentor coeruleus* vorgenommen habe, werden erst später in einem andern Zusammenhang ausführlich betrachtet werden.

durch die Teilung erhaltenen kleinen Tiere konnten nicht weiter kultiviert werden. Es konnte eine normale Regulierung der Kernplasmaverhältnisse nicht erreicht werden.

Diese und andre einen ähnlichen Verlauf aufweisenden Experimente zeigen nun, daß ein Zustand mit sehr stark zugunsten des Protoplasmas verschobener Kernplasmarelation von der Zelle sehr schwer ertragen und in der Regel nicht überwunden werden kann. Eine große Plasmamasse mit sehr kleinem Kern verhält sich vielfach wie eine exnucleierte Zelle: die Zelle wird physiologisch schwach und siecht infolgedessen allmählich. Es ist anzunehmen, daß infolge der sehr kleinen Kernmasse die Oxydationsprozesse in der Zelle sich nur sehr ungenügend abspielen können, genau wie das der Fall auch in der reifen Eizelle ist (Loeb). Dieselbe, sich selbst überlassen, geht auch zugrunde, ohne sich teilen zu können, trotz der vorhandenen hohen Kernplasmaspannung. Nur nach vollzogener Befruchtung oder durch künstliche Anregung (künstliche Parthenogenese) beginnen wieder die regen Stoffumsätze in der Zelle und es tritt die Furchung ein. In unserm speziellen Falle kann die Zelle nicht über die experimentell erzeugte starke Kernplasmaspannung hinauskommen. Alle die von mir angestellten Durchschneidungsversuche beim *Stentor* drängen mich mehr und mehr zu dem Schluß, daß, sowie durch das Experiment Kernplasmaverhältnisse geschaffen werden, die unter den Grenzen der normalerweise schwankenden Kernplasmarelation zu liegen kommen, die Zelle in ihrer Regulationsfähigkeit schwer geschädigt wird. Diese physiologische Schwächung der Zelle bei anormal kleiner Kernmasse ist auch Gerassimow bei seinen Experimenten mit *Spirogyra* aufgefallen. Durch Einwirkung von Kälte, Äther, Chloroform oder Chloralhydrat auf sich teilende *Spirogyra*-Zellen gelang es diesem Forscher, Zellen mit verschiedentlich kleinen Kernen zu bekommen. Bei solchen Zellen beobachtete er einen Abfall der Lebensvorgänge: »Sowohl bei Kultur im zerstreuten Tageslicht und im farbigen Licht wie auch in der Dunkelheit wachsen diese Zellen; doch ist ihr Wachstum schwächer als bei den gewöhnlichen Zellen, und dasselbe wird mit dem Laufe der Zeit noch schwächer.

Eine Teilung derselben und ihrer Kerne wird gewöhnlich nicht beobachtet.

Mit der Zeit bemerkt man bei Lichtkultur eine Anhäufung von Stärke, welche auf eine Abnahme des Stoffwechsels hinweist . . . . . Bei den gewöhnlichen Lebensbedingungen sind die Zellen dem früheren oder späteren Absterben geweiht. Also zeigen die beobach-

teten Tatsachen, daß die Verkleinerung der Kerne sowohl wie ihre übermäßige Vergrößerung für dieselben schädlich ist und sie physiologisch schwach macht, und zwar um so schwächer, je stärker die Verkleinerung ist«[1]).

Wie zu ersehen, bilden die Befunde an *Stentor* ein vollkommenes Gegenstück zu den Beobachtungen Gerassimows. Für den Ausgang eines Durschneidungsversuches sind die durch denselben geschaffenen Kernplasmaverhältnisse von ausschlaggebender Bedeutung. Man kann, wenn ein kleiner Kern vorhanden ist, sehr oft eine Verminderung der Teilungsgröße erzielen, ist die Kernverkleinerung aber so groß, daß eine Regulierung der Kernplasmaverhältnisse nicht möglich ist, so sind solche kleine Zellen nicht lebensfähig. Sie sterben nach einigen Tagen, ohne sich weiter teilen zu können, ab. Dieser Mißstand in den Kernplasmaverhältnissen tritt, wie schon hervorgehoben, auch beim normalen Wachstum der Zelle ein. Wird er zu groß, sistiert auch das weitere Wachstum der Zelle. Erst die Teilung kann wieder einen Rückschlag zu den normalen physiologischen Verhältnissen der Zelle herbeiführen.

Eine Verschiebung der Kernplasmaverhältnisse und folglich auch eine Umänderung der Teilungsgröße der Zelle habe ich durch die

3. Zentrifugierungsexperimente

erzielt. Bei denselben ging ich von dem Gedanken aus, daß, wenn man Tiere, welche nahe der Teilung stehen oder schon die ersten äußeren Andeutungen derselben zeigen, längere Zeit mäßig stark zentrifugiert, es möglich wäre, eine ungleichmäßige Verteilung der Kernmasse in den Tochterindividuen zu erzielen. Von den in dieser Richtung gemachten Experimenten habe ich nur bei einem positiven Erfolg gehabt. Der Verlauf dieses Versuches war aber desto typischer. Die vielen andern Experimente scheiterten an dem Umstand, daß infolge des besonders bei den Stentoren sehr leichtflüssigen Protoplasmas die Tiere bei etwas stärkerem, länger dauerndem Zentrifugieren leicht zerfließen. Das schwache Zentrifugieren, wenn auch von einer Dauer von 2—3 Stunden, rief aber in der Regel keine Anormalitäten bei der Teilung hervor.

Hier lasse ich den Bericht über das geglückte Experiment folgen.

---

1) Gerassimow, Über die Größe des Zellkerns S. 60.

Am 9. April 1908 habe ich einen großen in Teilung begriffenen *Stentor* mit schon vorhandenen Andeutungen einer neuen Peristomanlage von $^{1}/_{2}10^{h}$ Vorm. bis $2^{1}/_{2}{}^{h}$ Nachm. in einem Reagenzröhrchen mäßig stark zentrifugiert. Durch das 5stündige Zentrifugieren war eine Verlangsamung des Teilungsprozesses zu bemerken. Nach beendeter Durchschnürung des Tieres ($2^{1}/_{2}$ Nachm.) stellte sich heraus, daß die zwei Tochtertiere in einem Verhältnis von etwa 1:4 standen. Unter dem Mikroskop zeigte das kleine Tochtertier (α) drei Kernglieder, das große (β) dagegen deren 16. Von jetzt an habe ich jedes Tier getrennt weiter kultiviert. Am 10. IV. behielten die Tiere unter langsamem Wachstum die entsprechenden Größenverhältnisse bei. Am 11. IV. 9^{10h} Vorm. zeigten alle beide Tiere, die anfangs schon vorhandenen Größendifferenzen aufbewahrend, die ersten Spuren einer neuen Peristomanlage. Seit diesem Moment ging die Teilung regelmäßig weiter vor sich. Bis zum 18. April, an welchem Tage die Kulturen wegen unvorhergesehenem Nahrungsmangel eingestellt wurden, zeigten die Teilungsgrößen keine weiteren Verschiebungen. Auf diese Weise wurden experimentell zwei Größenvarietäten von *Stentor coeruleus* gezüchtet, die ihre Körpergröße auch weiter beibehielten.

Wie es die Beobachtung gleich von Anfang an vermuten ließ (genaue Messungen ließen sich nicht ausführen), hat durch die erste Teilung schon eine ausbalancierte Verteilung zwischen der Kern- und Plasmamasse stattgefunden. Die beiden Tochtertiere konnten infolgedessen, wie ihr späteres Verhalten deutlich zeigte, normal assimilieren und sich normal teilen. Eine Ursache für einen Rückschlag der Körpergröße zu den normalen Größenverhältnissen war nicht gegeben. Die erreichten Zellgrößen wurden deswegen fixiert.

Die Resultate dieses Experimentes fallen vollkommen mit den unter der Rubrik 1 besprochenen zusammen und bringen eine neue Stütze für die dort geäußerten Ansichten.

4. Beeinflussung der Zellgröße durch Unterdrückung der Zellteilung.

Habe ich in den vorhergehenden Kapiteln Fälle mitteilen können, bei welchen es experimentell möglich war, verschiedene Größenvarietäten von *Stentor* und *Frontonia* zu züchten, welche aber der besonderen Versuchsanordnung gemäß immer unter der normalen Größe der betreffenden Species sich bewegten oder dieselbe sehr wenig überschritten, werde ich im nachfolgenden über Experimente berichten, bei welchen es mir glückte, eine Steigerung der Teilungsgröße auf

das Doppelte zu erzielen. Bei Anstellung dieser Versuche waren folgende Überlegungen maßgebend.

Die Aufstellung der Kern- und Plasmawachstumkurven bei *Frontonia* und *Paramaecium* zeigte, daß nach dem Moment der Kernplasmaspannung ein sehr intensives Kernwachstum beginnt, welches zur Verdoppelung der Ausgangskernmasse führt. Da nun inzwischen auch das Plasma auf seine doppelte Masse angewachsen ist, hat in diesem letzten Moment die Zelle eigentlich, wie schon früher hervorgehoben wurde, ihre normale Kernplasmarelation, wie sie im Moment gleich nach der Teilung gegeben ist, erreicht, nur daß die Kern- und Plasmagrößen in diesem Fall entsprechend doppelt so groß sind. Wenn es nun möglich ist, die in diesem Zustand schon eingeleitete Teilung irgendwie zu hemmen und rückgängig zu machen, so muß die Zelle anfangen, ganz normal weiterzuwachsen, der Kern muß, jetzt von der doppelten Normalgröße ausgehend, noch einmal das funktionelle Wachstum durchmachen, um nach erreichter Kernplasmaspannung in das Teilungswachstum einzutreten, das erst zur Teilung der Zelle führt. Die durch solch eine Teilung entstandenen Tochterindividuen werden dann die verdoppelte normale Teilungsgröße aufweisen. Wie aus dem Gesagten einleuchtet, muß für das Gelingen dieser Versuche der experimentelle Eingriff genau im Moment der stattgefundenen Verdoppelung des Kerns und des Plasmas, d. h. im Moment der ausbalancierten Kernplasmaverhältnisse einsetzen. Zur Unterdrückung der Teilung habe ich die niederen Temperaturen von 1—3° C. gewählt[1]. In der Mehrzahl der Fälle konnte ich damit die schon eingeleitete Teilung beliebig lange aufhalten. Sowie ich aber die Temperatur steigen ließ, ging der Teilungsprozeß, ohne irgendwelche Störung zu zeigen, weiter vor sich. Um den Gang dieser Versuche zu erläutern, greife ich ein Beispiel von den vielen ähnlichen heraus.

Am 12. Dezember 1907 $4^1/_2{}^h$ Nachmittags habe ich einen ausgewachsenen *Stentor coeruleus* mit einer gerade angedeuteten neuen Peristomanlage aus der Hauptzimmerkultur ausgesondert und in eine Temperatur von ca. 2° C. getan. Das Tier verblieb dort, ohne sich

---

[1] Ich benutzte für diese Experimente einen improvisierten Eiskasten. Ein großes, dicht schließendes Gefäß wurde immer mit Eis gefüllt gehalten. Die Uhrschälchen mit den Versuchstieren kamen auf eine Schicht von Sägespähnen oder, wie ich es eine Zeitlang auch benutzte, auf Tuchlappen, welche das Eis bedeckten. Durch Wechsel der Dicke dieser Schicht konnte ich die Temperatur, wenn auch nicht so genau, doch immer ausreichend von 0—3° C regulieren.

zu teilen und das schon einmal angelegte Peristom zurückzubilden, bis zum 13. Dezember 8 1/2 h Vorm. Dann wurde das Tier für 1 Stunde in eine Temperatur von 17—18° C. getan, und sowie es die ersten Anzeichen aufwies, daß der Teilungsprozeß weiter vor sich ging, wurde das Uhrschälchen diesmal sofort direkt auf Eis gesetzt, wo es bis etwa eine halbe Stunde verblieb. Danach wurde die Temperatur bis auf 2° C. erhöht und darin das Tier bis um 3 h Nachm. gelassen. Während dieser Zeit sistierte der Teilungsprozeß, aber ohne daß die Teilungsfurche im geringsten rückgängig gemacht wurde. Dann wurde das Tier abermals ins Zimmer gebracht. Sowie die Wassertemperatur im Uhrschälchen etwas höher wurde, ging der Teilungsprozeß von der Phase, in der er eingestellt war, weiter vor sich und um 4 h Nachm. desselben Tages hatte sich das Tier normalerweise geteilt. Diese und ähnliche Ergebnisse erinnern an die Versuche Boveris und O. Hertwigs, welche durch die Einwirkung der Kälte die karyokinetischen Teilungsfiguren in beliebigem Moment beliebig lange aufhielten, ohne dieselben aber rückgängig machen zu können. Denn sofort nach dem Aufhören der Kälteeinwirkung schritt die Entwicklung der karyokinetischen Figur fort. Diese Resultate finden ihr Gegenstück in meinen schon in den Experim. Zellstudien I mitgeteilten Durchschneidungsversuchen an *Frontonia leucas*. Alle die nach dem Überschreiten des Kernplasmaspannungsmomentes aus ganz andern Gesichtspunkten unternommenen Durchschneidungen hatten keinen Einfluß auf den Fortgang des Teilungsprozesses. Die schon einmal eingeleitete Teilung ging ohne eine einzige Ausnahme jedesmal zu Ende.

Die Unmöglichkeit des Rückgängigmachens eines physiologischen Prozesses würde also auch in dem Fall einer vollkommen normierten Kernplasmarelation bestehen bleiben. Für das Erzielen von doppelt so großen Tieren bleiben dann noch zwei Wege offen. Es kann die niedrige Temperatur die Teilung so beeinflussen, daß eine Unregelmäßigkeit in der Verteilung der Kernmasse eintritt, welche soweit gehen kann, daß eine von den Tochterzellen die ganze Kernmasse erhält, die andre dagegen kernlos bleibt. Die doppelte Kernmasse würde in dem Falle, nach den früher gemachten allgemeinen Erwägungen, ihrerseits zu einem entsprechenden Anwachsen der Plasmamasse vor der nächstfolgenden Teilung führen[1]. Die Zelle wird sich erst bei

[1] Eine Anzahl von solchen kernlosen Individuen und solchen mit doppelt so großen Kernen habe ich bei *Paramaecium caudatum* nach Einwirkung von

doppelter Größe teilen können (siehe die Besprechung der ähnlichen Versuche GERASSIMOWS auf S. 163).

Bei allen meinen Kälteversuchen mit *Stentor* trat dieser Fall nicht ein, vielmehr wurde in einem Versuch ein ganz andrer Weg eingeschlagen. Die einmal begonnene Teilung wurde, wenn auch verschiedene Unregelmäßigkeiten zeigend, bis zu einem gewissen Grade weitergeführt und gab zwei ziemlich selbständigen Hälften den Ursprung. Aber anstatt daß dieselben auseinandergingen, trat nach einiger Zeit eine abermalige vollkommene Verschmelzung derselben ein, die dauernd blieb. Da dieser Fall in vielen Beziehungen interessante Eigentümlichkeiten zeigte, werde ich hier seinen Verlauf genauer schildern.

Am 8. Dezember 1907 10^h Vorm. habe ich einen ganz ausgewachsenen *Stentor*, der direkt vor einer Teilung stand und eine neue Peristomanlage schon besaß, von der Zimmerkultur ausgesondert und bis 2^h Nachm. (4 Stunden) in eine Temperatur von etwa 1° C. getan (normalerweise sollte sich das Tier um etwa 11^h Vorm. teilen) Nach Herausnahme aus dieser Temperatur war zu bemerken, daß die Peristomanlage etwas nach vorn gerückt war. Daraufhin wurde das Tier bis um 9^h Vorm. 9. XII. in einer Temperatur von 10° gelassen. Nach dieser Zeit zeigte das Tier eine gänzlich rückgebildete Peristomanlage und ein ziemlich stark vacuolisiertes Protoplasma. Auffallend war ferner die Knickung, welche die Längsstreifen in der Körpermitte — an der Stelle, wo die Teilungsebene einschneiden sollte —, aufwiesen (Textfig. G, Skizze). Der Kern blieb auf der erreichten

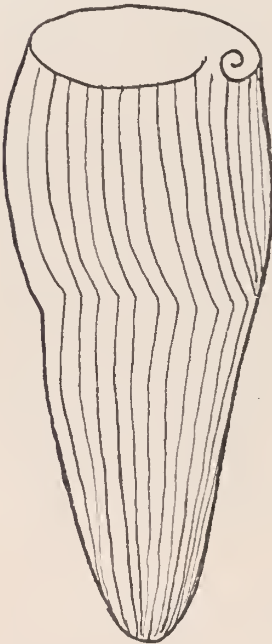
---

4%igen Zucker- und MgCl-Lösungen erzielen können. Hier möchte ich nur bemerken, daß die einen doppelt so großen Kern aufweisenden Paramaecien die doppelte Teilungsgröße als die normale zeigten. Einen ähnlichen, aber spontan aufgetretenen Fall habe ich auch in meinen fast 1½ Jahre lang geführten Frontonienkulturen beobachten können. Ich fand eines Tages (im Februar 1907) in der Kultur ein kernloses und ein auffallend großes Individuum. Das kernlose konnte ich 9 Tage lang züchten. Das doppelt so große Tier habe ich damals leider gleich abgetötet. Es besaß zwei Kerne.

Über alle diese Fälle von ungleichmäßigen Teilungen bei *Paramaecium*, wie auch über das Schicksal der kernlosen Individuen und die daraus zu ziehenden Schlußfolgerungen, sowie speziell auch die von mir durch Einwirkung verschiedener Chemikalien verschiedener Konzentration erzielten unvollkommenen Teilungen und die dadurch bedingten Kettenformenbildungen von drei bis vier Individuen bei *Paramaecium caudatum* und die sich daran knüpfenden theoretischen Schlußfolgerungen werde ich erst später in einem andern Zusammenhang ausführlich berichten, da die Untersuchung vieler Nebenfragen noch nicht ganz abgeschlossen ist.

Doppelgröße stehen. Das Tier wurde daraufhin in eine Temperatur von 18° C. getan. $1^1/_2$ Stunden später (10 $^1/_2$ Vorm. 9. XII) zeigte es eine neue Peristomanlage und eine deutliche Einschnürung in der Körpermitte (Fig. 7). Die Teilung ging aber nicht weiter vor sich, vielmehr begann um $1^1/_2{}^h$ Nachm. eine Rückbildung der Teilungsfurche (Fig. 8), so daß eine halbe Stunde später (um 2^h Nachm.) an der Stelle der früheren Peristomanlage nur ein kleines Zipfelchen bemerkbar war (Fig. 9). Eine Knickung der Längsstreifen des Körpers war nicht mehr zu beobachten; der Körper zeigte aber scharf ausgeprägte Längsfalten. Der Kern war während der ganzen Zeit ungeteilt geblieben. Nach diesem zum zweitenmal gescheiterten Teilungsversuch fing das Tier äußerst langsam zu wachsen an, so daß um 7^h Nachm. (9. XII.) dasselbe etwas an Größe zugenommen hatte. Es zeigte jetzt die Kernglieder nicht mehr so deutlich voneinander abgesetzt, sondern sie trugen die Spuren einer eben begonnenen Verschmelzung. Außerdem wies die Körperform eine absonderliche Gestalt auf. Das Peristomfeld hatte sich bedeutend in die Breite ausgezogen. Unmittelbar unter dem Peristom auf der linken Seite des Körpers (bei dieser Orientierung bleibt der Schlund auf der rechten Seite liegen) war die Bildung eines fußartigen Vorsprunges bemerkbar (Fig. 10). Am nächsten Tage, den 10. Dezember $8^1/_2{}^h$ Vorm. hatten sich diese Anlagen zu folgendem Bilde entwickelt (Fig. 11). Das Peristomfeld war doppelt so groß wie normal geworden. Die adorale Spirale zeigte deutlich eine Einteilung in zwei Hälften. Von der rechten Seite anfangend, wo sie in einer Spirale von dem Schlund ausging, zeigte sie nach einem weiten halbkreisförmigen Bogen am Rand des Peristomfeldes eine scharfe Wendung nach dem Innern desselben. Nachdem sie dort fast das erste Drittel der Peristombreite erreicht hatte, ging sie wieder in einer eng an die erste sich anschmiegenden Linie bis zum Peristomfeldrand zurück und setzte sich, einen neuen halbkreisförmigen Bogen beschreibend, auf der linken

Textfig. G.



Seite des Peristomfeldes fort, wo sie wiederum in einen neu angelegten Schlund in engen Spiralwindungen hinabstieg. Entsprechend dieser doppelten, noch zusammenhängenden Peristomanlage zeigte sich der ganze Körper in zwei Hälften eingeteilt, welche die Gestalt zweier mit dem vorderen Teil verschmolzener Stentoren aufwiesen. Die linke Hälfte war etwas kürzer, aber bedeutend breiter als die rechte. Die zwei Hälften standen schräg unter einem Winkel von 25—30° C. zueinander. Diese zwei Hälften sind nicht durch eine vom hinteren Körperteil anfangende und sich nach dem vorderen Ende ausbreitende Längsteilung entstanden, vielmehr ist die ganze Figur durch ein Auswachsen des am 9. XII 7^h Nachm. beobachteten vorderen linken Vorsprunges entstanden zu denken. Wegen der zugenommenen Undurchsichtigkeit des Protoplasmas konnte ich diesmal nicht ganz ins klare über die Kernverhältnisse kommen. Durch langes Beobachten habe ich aber den Eindruck bekommen, daß der Kern die Rosenkranzform aufwies und nur auf das rechte Tier beschränkt war. Trotz dieser Form machte das ganze Zwillingstier einen ganz gesunden Eindruck und zeigte lebhafte Bewegungen. In diesem Zustand verblieb das Tier, ohne sich zu teilen, bis um 9^h Vorm. des nächsten Tages (11. XII.). Von diesem ·Moment an begann der linke Schlund mit seiner adoralen Spirale abermals langsame Rückbildungserscheinungen zu zeigen, die bis um 3^h Nachm. (11. XII.) zur Bildung eines einheitlichen, breiten, von vorn nach hinten (in der Sagittalrichtung) abgeplatteten Peristomfeldes führten (Fig. 12). Es blieb nur der rechte Schlund mit den ursprünglichen, eng verlaufenden spiraligen Windungen. Hand in Hand mit diesen Rückbildungserscheinungen trat von vorn anfangend und sich nach hinten fortsetzend eine Verschmelzung der bis jetzt ziemlich selbständigen Körperhälften ein. Bis um 3^h Nachm. blieb als Rest der früheren Zwillingsform nur noch eine starke Gabelung des hinteren Körperendes. Infolge dieser Verschmelzung zeigte das Tier eine außergewöhnliche Breite, blieb aber noch, wie es die Fig. 12 deutlich zeigt, seitlich ziemlich stark abgeplattet. Bis um 7^h Nachm. wurde die Gabelung des hinteren Körperendes allmählich verwischt, ohne aber vollständig verloren zu gehen. Auf diese Weise wurde auch dieser Teilungsversuch rückgängig gemacht. Das Tier zeigte nun, da es während dieser ganzen Zeit langsam wuchs, eine gegen die normale Teilungsgröße stark abstechende Größe. Am folgenden Tage, den 12. XII. 8^h Vorm. habe ich das Tier geteilt gefunden. Eins von den Tochtertieren hatte eine von vorn nach hinten etwas

abgeplattete Form und ein sehr breites Peristom (Fig. 13a). Das andre Tier zeigte ein regelmäßiges Peristomfeld und eine drehrunde Körperform; das hintere Ende nur trug noch die Spuren einer Gabelung. Diese Merkmale geben zu erkennen, daß die Teilung ganz normalerweise vor sich gegangen ist, d. h. es hat eine Querteilung stattgefunden. Alle beide Tochtertiere zeigten jetzt schon, wo sie noch weit vor einer Teilung standen, eine Körpergröße, die um ein beträchtliches diejenige eines vor der Teilung stehenden normalen Tieres übertraf (siehe die Fig. 13 und 14, welche die Größe der zwei Tochtertiere um 8^h Vorm. 12. XII. wiedergeben und vergleiche diese Größe mit der Fig. 15, welche ein bei derselben Vergrößerung gezeichnetes, vor der Teilung stehendes normales Tier darstellt). Um 2^h Nachm. 12. XII. teilte sich das vordere Tochtertier zum erstenmal. Aus der Teilung gingen zwei etwas ungleich große Tiere hervor (siehe Fig. 16a und 16b, welche $1^1/_2$ Stunden nach der Teilung gezeichnet sind). Trotzdem das kleinere von ihnen viel größer war als ein normaler *Stentor*, habe ich es aus der Kultur entfernt und getrennt gezüchtet. Das andre aus der ersten Teilung entstandene Tochtertier (das ursprünglich hintere, das in Fig. 14 gezeichnet ist) zeigte eine ziemlich große Verspätung in der Teilung. Um 2^h Nachm. hatte es die Größe, welche in Fig. 17 wiedergegeben ist. Man sieht durch den bloßen Vergleich mit einem in Teilung begriffenen normalen Tier (Fig. 15), wie ausgesprochen der Unterschied in der Größe ist. Dabei ist zu bemerken, daß das Tier in Fig. 17 noch etwa 8 Stunden vor der Teilung stand. Durch die gegen 10^h Abends (12. XII.) erfolgte Teilung entstanden aus diesem Tier zwei gleich große Tochtertiere. Von diesem Augenblick an zeigte die Teilungsrate aller Tochtertiere einen ganz normalen Verlauf. Es erfolgte regelmäßig eine Teilung in etwa 24 Stunden. Die ganze Nachkommenschaft dieser Stentoren waren durchgehend sehr große Tiere.

Unter Beibehaltung der Ausgangsgröße habe ich die Kultur bis zum 1. Februar 1908 fortgeführt. Während dieser Zeit sind ein paarmal, wie in einer jeden Infusorienkultur, ungleichmäßige Teilungen aufgetreten. Die aus denselben hervorgegangenen kleinen Tiere wurden sofort aus der Kultur entfernt. Auf diese Weise wurde das Bild der Kultur ungetrübt bis zu ihrer Einstellung beibehalten. Um eine richtigere Vorstellung von der Größe der Stentoren, die aus dieser unterdrückten Teilung hervorgingen, zu geben, mögen einige von den hier wiedergegebenen. beliebig ausgewählten Teilungsskizzen dienen.

Die Fig. 18a und b stellen zwei Tiere am 13. XII. im Augenblick der Teilung dar. Die Fig. 19a und b zeigen die Größe zweier soeben auseinandergegangener Tochtertiere. Die Fig. 20a und b stellen zwei etwa 4 Stunden nach der Teilung gezeichnete Tiere dar (ebenfalls am 13. XII.). Übereinstimmende Größen zeigen auch die Fig. 21a und b, welche zwei andre Tiere im Moment der Teilung von derselben Kultur am 1. Januar 1908 wiedergeben. Genau dieselben Größendimensionen zeigten die Tiere bis zum 1. Februar.

Vergleicht man die Größe der eben geteilten Tiere (z. B. die in Fig. 19a und b oder die einzelnen Hälften von den in Teilung stehenden Tieren) von der zuletzt besprochenen Kultur mit derjenigen eines direkt vor der Teilung stehenden normalen Tieres (Fig. 15), so fällt es gleich ins Auge, daß die Tiere aus der Kultur mit unterdrückter Teilung gleich nach der Teilung fast genau so groß, wenn nicht sogar größer sind als die direkt vor derselben stehenden Stentoren der normalen Ausgangskultur.

In den bisherigen Beschreibungen habe ich hauptsächlich die Plasmamasse berücksichtigt und für den Kern nur insofern Rechnung getragen, als dies die Beobachtung am lebenden Material gestattete. Für die aufgeworfenen Fragen ist aber von großer Wichtigkeit, einen Einblick auch in die Kernplasmaverhältnisse zu bekommen. Ich habe deshalb im Laufe der Kulturführung von Zeit zu Zeit Material abgetötet und gefärbt. Hier begnüge ich mich, nur einige Probezeichnungen davon zu geben, da im großen ganzen alle dieselben Verhältnisse zeigen.

Die Fig. 22 zeigt uns die Durchschnittsgröße der Tiere aus der Kultur mit unterdrückter Teilung. Vergleicht man dabei die Körpergröße eines *Stentors* aus der »Kultur mit großen Stentoren« (Fig. 4) (siehe Rubrik 1: Ungleichmäßigkeiten in der Teilung) und eins (Fig. 3) aus der »Kultur mit kleinen Stentoren« (ebenda), so fällt sofort das folgende auf. Entsprechend der Zunahme der Plasmagröße ist auch eine verschieden starke Ausbildung des Kernapparates zu konstatieren. Als variierendes Merkmal dabei tritt sowohl die Größe der Kernglieder, wie auch deren Zahl auf. Der bloße Anblick dieser Figur zeigt, daß in allen drei Fällen so ziemlich die gleiche Relation zwischen Plasma und Kern bestehen bleibt.

Interessant ist hier noch, den folgenden Fall anzuführen, der nochmals die gesetzmäßige Variation zwischen Kernmasse einerseits und der Zellgröße andrerseits deutlich zeigt. Noch bei der Beschreibung des Versuchs, der zur unterdrückten Teilung führte, habe ich

erwähnt, daß das eine aus der Teilung hervorgegangene Tochtertier bei der darauffolgenden Teilung eine ungleichmäßige Durchschnürung einging. Hier verwirklichten sich auf diese Weise die in den Rubriken 1, 2, 3 beschriebenen Fälle: gleich nach dieser ungleichmäßigen Teilung fanden sich die Kernplasmamassen bei den neu entstandenen Tieren in dem normalem Verhältnis zusammen und die einmal geschaffene Teilungsgröße hatte sich dadurch auch in den folgenden Teilungen erhalten können. Einen Abkömmling von den durch diese Teilung entstandenen großen Tieren zeigt Fig. 23. Mit der Fig. 22 verglichen, weist dieselbe einen meßbar größeren Plasmakörper auf. Dementsprechend ist auch der Kernapparat größer als der in Fig. 22 wiedergegebene.

In diesem Falle haben wir zwei aufeinanderfolgende experimentelle Eingriffe verwirklicht: 1. Die unterdrückte Teilung, welche zu einer Verdoppelung der Gesamtgröße der Zelle führte, und gleich darauffolgend 2. eine ungleichmäßige Teilung, welche das eine Tochtertier über die Verdoppelungsgröße hinaus wachsen ließ.

Es lag nun nahe, mit diesen schon eine fixe Größe aufweisenden großen Stentoren weiter zu experimentieren und durch abermalige Unterdrückung der Teilung die Zellgröße noch weiter zu steigern. Die theoretische Wichtigkeit solcher Versuche liegt nun auf der Hand. Sie würden einen genauen Aufschluß über viele Fragen der Zellmechanik und Zellstruktur geben können, wie z. B. über die Einrichtungen, die bei einer sehr stark ausgewachsenen Plasmamasse nötig sein werden, um die Gestalt der Zelle aufrecht zu erhalten, ferner über die durchgreifenden Umänderungen, die einzelne Zellbestandteile mit dem Großwerden der Zelle erfahren werden usw. Die vielen Versuche, die ich im Laufe von fast 6 Wochen angestellt habe, um die Zellteilung nochmals zu unterdrücken, schlugen leider fehl.

Diesen hier konstatierten Zusammenhang zwischen Kerngröße und Zellgröße beweisen aufs deutlichste auch die an Pflanzenzellen ausgeführten Untersuchungen Gerassimows. Er unterwarf in Teilung begriffene *Spirogyra*-Zellen der Abkühlung und Anästhesierung durch Äther, Chloroform oder Chloralhydrat und erhielt dabei manchmal zwei Tochterzellen, von denen die eine einen zweimal so großen Kern, die andre dagegen keinen Kern aufwies. Die einen doppelt so großen Kern enthaltende Zelle mußte nun, um sich teilen zu können, auf das Doppelte einer normalen Zelle auswachsen. Durch

die weitere Züchtung dieser Zellen erhielt GERASSIMOW *Spirogyra*-Fäden mit doppelt so großen Elementen. GERASSIMOW deutet diesen wichtigen Befund in der auch von mir vertretenen Betrachtungsweise: die Zellgröße ist eine Funktion der Kerngröße.

Dies ist meines Wissens die einzige Beobachtung an in Vermehrung begriffenen Zellen, die sich direkt an meine Befunde an *Stentor coeruleus* anschließt. Alle andern Beobachtungen über eine Verdoppelung der Kernmasse in einer der Tochterzellen sind an sich furchenden Eiern gemacht und lassen infolgedessen die enge Beziehung zwischen Kern- und Plasmagröße vom ersten Blick an nicht auf eine so deutliche Weise erkennen. So hatte BOVERI bei Echinideneiern durch verschiedene Eingriffe (Merogonie, künstliche Parthenogenese, Doppelbefruchtung usw.) eine ungleichmäßige Verteilung der Chromatinmasse zu erzielen gewußt. Es traten auf diese Weise unter andern Verschiebungen in der Chromatinverteilung auch Zellen auf, die im Vergleich zu den andern doppelt so viel Chromatin enthielten. Da während der Furchung kein Wachstum der Blastomeren stattfindet, so kommt die Wirkung dieser ungleichmäßigen Chromatinverteilung erst beim Abschluß des Furchungsprozesses zum Ausdruck. Die Larven mit der größeren Chromatinmasse zeigen im Vergleich mit den normalen weniger zahlreiche aber größere Zellen. Aus diesen Beobachtungen zieht BOVERI den Schluß, daß »die Größe der Larvenzellen eine Funktion der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge ist, und zwar ist das Zellvolumen der Chromosomenzahl direkt proportional« (BOVERI, Zellstudien 5, S. 74).

Wenn wir das bis jetzt Gesagte zusammenfassen, so ergibt sich das folgende:

In den bisherigen Besprechungen habe ich neun Fälle (die normalen Tiere mitgerechnet) bei *Stentor coeruleus* und zwei bei *Frontonia leucas* angeführt, bei welchen es durch Ungleichmäßigkeiten bei der Teilung oder durch experimentellen Eingriff möglich war, die Zellgröße umzuändern und zu fixieren und die so entstandenen Größenvarietäten lange Zeit nebeneinander zu züchten. Bei diesen Versuchen haben wir eine kardinale Bedingung, die immer wieder regelmäßig auftrat und deren Erfüllung unbedingt erforderlich war, um die verschiedenen experimentell erzeugten Größen dauernd fixiert werden zu lassen, kennen gelernt, d. i. das Vorhandensein einer bestimmten, für die gegebenen Bedingungen als normal zu betrachten-

den Kernplasmarelation. Ist dieselbe einmal erreicht, ungeachtet der für die Herstellung dieses normalen Kernplasmaverhältnisses in Betracht kommenden Kern- und Plasmavolumina, so bleibt auch die Zellgröße dauernd erhalten. Oder mit andern Worten: die Zelle kann in diesem Falle ohne weiteres auf irgend welche beliebige Größe eingestellt werden. Sie entfaltet dabei alle die für die betreffende Zellenart spezifischen Eigenschaften und behält die für die gegebenen äußeren Bedingungen charakteristische Teilungsrate bei. Und dies letztere ist ohne weiteres erklärlich. Da die Kernplasmaverhältnisse in allen diesen Fällen gleich große sind, so werden alle eine verschiedene Größe aufweisenden Zellen gleichzeitig auch den Kernplasmaspannungsmoment erreichen, d. h. alle Zellen werden sich synchronisch teilen[1]).

Wird durch den experimentellen Eingriff von vornherein dieses normale Kernplasmaverhältnis nicht gegeben, so bleibt der Zelle in vielen Fällen vorbehalten, dasselbe wiederherzustellen und auf diese Weise wieder normal funktionieren zu können. Die in dieser Beziehung angeführten Experimente lassen bei solchen Störungen zweierlei verschiedene Fälle unterscheiden.

1. In jenen Versuchen, wo die Kernplasmarelation zu sehr zugunsten des Plasmas verschoben war, zeigte sich eine auffallende Erschwerung in der Regulierung der Kernplasmaverhältnisse. Diese Regulierung hörte überhaupt auf, sowie die Kernplasmarelation unter eine gewisse Norm sank. Plasmakörper, mit auffallend kleinen Kernen im Verhältnis zu den normalen Zuständen, zeigten eine ausgesprochene physiologische Schwächung. Die Zellfunktionen sowie die Regeneration schritten sehr langsam fort. Nach einiger Zeit gingen solche Stücke in der Regel zugrunde. Das Zellstück verhielt sich fast wie eine enucleierte Zelle. Die geringe Kernmasse war nicht imstande, einen regen Stoffaustausch zwischen Kern und Protoplasma aufrechtzuerhalten.

2. Viel leichter zu überwinden war jener Zustand, bei dem die Kernplasmarelation zugunsten des Kerns gestört wurde. Ist das Zellstück dabei von einer normalen, frischen Zelle geliefert worden, so fängt das Plasma allmählich zu wachsen an, bis es dadurch zu einem normierten Zustand mit der Kernmasse kommt. Wird aber durch irgendwelche Einwirkungen der Funktionszustand des Zellstücks ge-

---

[1]) Näheres über die zwingenden Gründe dieser synchronischen Teilung siehe in den »Experim. Zellstudien. I«.

schwächt, so verliert das Plasma allmählich seine Regulationsfähigkeit und das Zellstück geht zugrunde. Solche Fälle konnte ich früher außerordentlich prägnant bei den Durchschneidungsversuchen an *Frontonia* beobachten. (Experim. Zellstudien I.) Frontonien, welche ganz ausgewachsen waren, wurden ein paarmal (bis zu 5 mal) nacheinander (jedesmal nach erfolgter Regeneration) durchgeschnitten, und zwar so, daß das eine Zellstück immer den ganzen Kern beibehielt, d. h. es war jedesmal die Kernplasmarelation zugunsten des Kerns stark verschoben. Ungeachtet dessen konnte nach den ersten zwei bis drei Operationen die Zelle immer wieder regulieren. Nach der vierten und fünften Operation war aber zu bemerken, daß das Plasmawachstum immer schwerer und schwerer vor sich ging, bis es schließlich gänzlich ausblieb. Durch die physiologische Schwächung der Zelle erlosch die Regulationsfähigkeit des Protoplasmas. Das ungünstige Kernplasmaverhältnis konnte nicht beseitigt werden, infolgedessen konnten sich auch die Zellfunktionen auf die Dauer sehr schwer vollziehen.

II.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen über die Umstimmbarkeit der Größe ein und derselben Zellenspecies sind geeignet, einiges Licht auf die so viel umstrittene Frage der Zellengröße eines Metazoenindividuums zu werfen. Zu der Übertragung der Befunde, die an einzelnen Zellen (Protozoen) gemacht worden sind, haben wir desto mehr Recht, als die Untersuchungen Gerassimows an einfachen Zellenkomplexen (*Spirogyra*-Fäden) und diejenigen Morgans, Drieschs und Boveris an sich furchenden Eiern deutlich zeigen, daß die für die Zellgröße maßgebenden Verhältnisse zwischen Kern und Plasma auch bei dem Zusammenlegen der Zellen zu Zellverbänden bestehen bleiben. Die Konstanz der Kernplasmarelation ist demnach eine kardinale Zelleigenschaft, die auch in die Größe der das Wachstums- und das Teilungsvermögen besitzenden Zellen eines Metozoenindividuums maßgebend eingreift.

Bevor ich aber in der Besprechung dieser Fragen fortfahre, möchte ich erwähnen, daß ich dieselben schon in den Experiment. Zellstudien I eingehend berücksichtigt und meinen aus den Messungen an *Stylonychia* und *Frontonia* sich ergebenden Standpunkt näher präzisiert habe. Deshalb werde ich mich hier nur auf einige kurze Bemerkungen beschränken.

Jeder Organismus beginnt im allgemeinen sein individuelles Leben aus einer Eizelle. Dieselbe ist das Endresultat einer Reihe vorhergehender Teilungen und komplizierter Umwandlungen. Aus den Erfahrungen, die wir bei der Teilung der Zellen gemacht haben, (Messungen an *Frontonia*, *Stylonychia*, *Paraemaecium*, Beobachtungen an *Stentor*, *Dileptus*) geht nun hervor, daß die Zweiteilung nicht immer mathematisch präzis vor sich geht, sondern es kommen bei derselben Differenzen vor, die manchmal zu einer beträchtlich verschiedenen Größe der Tochterindividuen führen können. Wie bei jeder Zellenart, kommen solche ungleichmäßige Teilungen, die trotzdem ein reguliertes Kernplasmaverhältnis aufweisen können, auch bei der Entwicklung der Geschlechtszellen vor. Dieser Umstand erklärt uns nun die in der Größe der Eizellen vorkommenden Variationen. (Siehe darüber die Messungen Chambers.) Stellen wir uns jetzt vor, daß zwei verschieden große Eizellen in den Furchungsprozeß eintreten. Nach den Ausführungen Morgans, Boveris, Hertwigs wird die Furchung des Eies erst aufhören, wenn die Blastomeren eine bestimmte Kernplasmarelation erreicht haben. Die dadurch gegebene Zellgröße wird proportional der Größe der Ausgangseizelle sein. Nach diesem Moment beginnt das Zellwachstum. Die Zelle wird aber dabei immer in den Grenzen der für sie normalen Kernplasmarelation bleiben. Es ist nun einleuchtend, daß die aus diesen verschieden großen Eiern mit entsprechend großen Kernmassen stammenden Individuen eine verschiedene Größe in ihren Zellen aufweisen werden: die aus kleinen Eiern hervorgehenden Individuen werden bei einer geringeren Körpergröße auch Zellen von entsprechend kleineren Dimensionen als die aus großen Eiern entstandenen Individuen aufweisen, welch letztere auch entsprechend größere Zellenelemente besitzen werden. Demnach wäre die Größe eines Individuums in erster Linie von der Größe seiner Zellen abhängig und diese letztere wird nur eine Funktion der Ausgangszelle sein. Die Zellenzahl wird erst als sekundäres Moment für die Größe eines Individuums in Betracht kommen. Denn die Erfahrungen bei der Teilung freilebender Zellen lehren, daß die Teilungsgeschwindigkeit bei Gleichheit aller andern Bedingungen in direktem Zusammenhang mit den Kernplasmaverhältnissen steht und in keiner Weise von der Größe der Zelle beeinflußt wird.

Alle diese schon in den Experiment. Zellstudien I nur aus Beobachtungen an Protozoen erschlossenen Ausführungen haben nun durch die Untersuchungen Chambers ihre vollste Bestätigung gefunden.

Durch eingehende Messungen weist dieser Autor nach, daß die großen Froscheier den Ursprung auch entsprechend großen Larven geben, und zwar zeigten die Messungen, daß die großen Larven auch größere Zellen als die kleinen Larven aufweisen. Die Kernplasmarelation bleibt bei den großen und den kleinen Zellen die gleiche.

Die Abhängigkeit der Körpergröße von der Zellgröße wird ferner durch die Beobachtungen zur Strassens an den *Ascaris*-Riesen bewiesen, wonach die aus der Verschmelzung von zwei Eiern entstandenen Individuen die doppelte Größe aufweisen, welche, wie die Untersuchungen es zeigten, auf der Vordoppelung der Zellgröße beruhte. Die Zellenzahl kommt in diesem speziellen Fall, wegen der bekannten Zahlenkonstanz der Zellen im ausgewachsenen *Ascaris*-Körper, überhaupt nicht in Betracht[1]).

Die hier vertretene Ansicht über die Variabilität der Zellgröße in einer und derselben Species und die Zurückführung der Größe eines Metazoenindividuums auf die Größe der es aufbauenden Zellenelemente, welch letztere ihrerseits eine Funktion der Ausgangszelle ist, steht nun in Widerspruch mit einer Anzahl andrer Beobachtungen, auf die ich hier kurz eingehen will.

In den 90er Jahren haben zuerst die Botaniker Sachs und Strasburger durch Messungen an verschieden großen Organen gleichen Baues den Schluß gezogen, daß die verschiedene Größe der Pflanzenindividuen nicht durch eine differente Größe der Zellen, sondern hauptsächlich durch die verschiedene Zellenzahl bedingt wird. Zu gleichen Resultaten ist auch Ameluxg um dieselbe Zeit durch Messungen an Pflanzenepidermiszellen gekommen. Ähnliche Angaben über die fixe Zellgröße machten auf zoologischer Seite etwas später Driesch und Rabl. Der erstere fand, daß die Darmzellen verschieden großer Larven annähernd gleich waren. Durch Vergleichung homologer Organe bei verwandten, aber verschieden großen Species kam Rabl zu dem Schluß, daß die Größe durch die Zellenzahl bedingt wird — die Zellgröße bleibt aber konstant. Ferner berichtete Boveri, daß er keine Unterschiede in der Zellgröße menschlicher Zwerge und Riesen finden konnte.

Bei allen diesen Berichten über die Konstanz der Zellgröße werden die Schwankungen, welche die Messungen (soweit die dies-

[1]) Eingehendes über die durch die Befruchtung bedingten Variationen in der Zellen- bzw. Individualgröße, die Abhängigkeit derselben von Entwicklungsstörungen, die verschiedene Zellgröße in den verschiedenen Organen eines und desselben Individuums usw. siehe in den Experim. Zellstudien. I.

bezüglichen Zahlen überhaupt gegeben sind) zeigen, ganz außer acht gelassen. So berücksichtigt Ameluxg gar nicht die starken Schwankungen, denen die Zellen einer und derselben Pflanzenart unterworfen sind. Desgleichen lassen sich auch in den Zeichnungen von Rabl auffallend starke Schwankungen in der Zellgröße beobachten[1].

Ferner haben Morgan und Driesch die Zellenzahl und die Zellengröße bei normalen Gastrulae mit solchen aus einer $^1/_2$, $^1/_4$ oder $^1/_8$ Blastomere hervorgegangenen verglichen. Sie haben dabei gefunden, daß die Zahl der Mesenchymzellen, je nach der Größe der Gastrula, Variationen unterworfen ist (die aus $^1/_2$ Blastomere entstandene Gastrula enthielt ungefähr die halbe Mesenchymzellenzahl, die aus $^1/_4$ Blastomere nur den vierten Teil usw.), nicht aber die Zellgröße. Diese Erfahrungen hat Driesch als Regel von der fixen Größe spezifischer Organzellen formuliert.

So wenig man an der Richtigkeit dieser Beobachtungen zweifeln kann, glaube ich doch annehmen zu dürfen, daß sie die Verallgemeinerung dieser für den betrachteten speziellen Fall allein gültigen Schlüsse nicht zulassen. In dieser Beziehung kann ich den folgenden, auf diese Angaben sich beziehenden Bemerkungen Boveris nur zustimmen: »Für alle von ihm (Driesch) geprüften Objekte ist es nämlich charakteristisch, daß die Zellen, die er in Parallele stellt, vom Ei her gerechnet, die gleiche Zahl von Zellteilungen hinter sich haben wie diejenigen einer Normallarve des gleichen Stadiums. Die Zellen der $^1/_2$ Larve mit der Hälfte, die der $^1/_4$ Larve mit dem Viertel der normalen Zellenzahl gehören, unter sich und mit der Normallarve verglichen, der nämlichen Zellengeneration an.« Es liegt dann auf der Hand, daß die Mesenchymzellen der $^1/_2$, $^1/_4$ usw. Gastrulae, wenn sie aus Blastomeren eines und desselben Eies oder aus solchen von gleicher bzw. ein klein wenig verschiedener Größe abstammen, keine oder nur sehr kleine Schwankungen aufweisen werden.

War in den bis jetzt besprochenen Fällen die Stellungnahme der angeführten Autoren eine eindeutige, so finden wir in den Ausführungen Boveris (Zellenstudien V) einen mehr vermittelnden Standpunkt, welcher dadurch herbeigeführt wird, daß Boveri neben seiner Lehre der konstanten Zahl der Chromosomenindividuen sehr berechtigt auch der Kernplasmarelation als regulatorischem Prinzip bei der Fixie-

---

[1] Vergleiche in dieser Beziehung die eingehende Analyse Chambers über die Arbeit Rabls.

rung der Zellgröße einen breiten Spielraum einräumt. Zwar neigt er zu der Lehre von der fixen Zellgröße hin, wenn er z. B. beim Vergleich einer Fragmentgastrula (entstanden aus einem amphikariotischen [normal befruchteten] Eifragment) mit einer aus einer $^1/_4$ Blastomere entstandenen Gastrula, eine ziemliche Differenz in den Zellgrößen findet und trotzdem erklärt, daß »es sehr wohl möglich ist, um nicht zu sagen wahrscheinlich, daß schon im Pluteus das Prinzip der fixen Zellgröße über jene andre Tendenz den Sieg davon tragen würde«. Ferner »die zum Beweis des Satzes von der fixen Zellgröße angestellten Versuche lehren nun nichts andres, als daß bei ganz verschiedener Ausgangsmenge an Protoplasma und somit bei ganz verschiedener Organgröße die Zellgröße die gleiche ist«. — Wenn auch wie gesagt BOVERI mit diesen Sätzen zu der Lehre der fixen Zellgröße hinneigt, nimmt er doch ein paar Sätze weiter eine ganz vermittelnde Stellung ein: Die Vergleiche von Larven mit verschiedenem Chromatingehalt »zeigen, daß die Zellgröße spezifischer Organzellen gar nicht eine absolut fixe, in den Specieseigenschaften begründete ist, so daß sie überall, wo ein normaler Organismus dieser Species gebildet wird, die gleiche sein müßte. Vielmehr ergibt sie sich, wie wir oben feststellen konnten, als eine Folge des Chromatingehaltes der Zelle«.

Durch diesen kurzen Überblick der wichtigsten Literatur habe ich versucht zu zeigen, daß die Lehre von der fixen Zellgröße sich nur schwer aufrechterhalten läßt. Durch alle die oben verzeichneten Tatsachen sind wir vielmehr zu folgendem Schluß berechtigt:

Die Zellgröße einer Species ist keine unabänderliche Konstante; sie ist eine Funktion der für das betreffende Individuum als Ausgang dienenden propagatorischen Zelle. Die Größe dieser letzteren variiert aber sogar in Fällen eines gemeinsamenn Ursprungs. Die Körpergröße eines Metazoenindividuums ist in erster Linie eine Resultant der jeweiligen Zellgröße.

III.

Zum Schluß dieser Betrachtungen möchte ich die Aufmerksamkeit auf einige Korrelationserscheinungen des Zellwachstums lenken, die sich bei den Versuchen mit *Stentor coeruleus* und *Frontonia leucas* ergeben haben.

Die kardinalste Korrelationserscheinung, die, wie wir sahen, für das Leben der Zelle von ausschlaggebender Bedeutung war, ist die enge wechselseitige Beziehung, die zwischen Kern (in unserm Falle

Makronucleus) und dem ganzen Zellkörper vorhanden ist. Verfolgen wir nun genauer, welchen morphologischen Umänderungen der Kern beim Variieren seiner Größe unterworfen ist. Geeignetes Objekt für solche Beobachtungen ist *Stentor coeruleus*, auf den ich mich in dieser Frage zuerst auch beschränken werde.

Wenn wir die von unsern verschieden großen fixen Stentorenvarietäten stammenden Figuren nach dem Kernapparat durchsehen, so fällt es gleich auf, daß die Verkleinerung des Kernvolumens sich in zweierlei Richtung im Kernapparat äußert. Erstens ist mit dem Kleinwerden der Tiere eine Verminderung der Zahl der Kernglieder zu bemerken. Z. B. das große Tier in der Fig. 23 besitzt zwölf Kernglieder. Diese Zahl fällt bei den Kulturen mit unterdrückter Teilung auf neun bis zehn (Fig. 22), um bei den »kleinen Stentoren« auf die Zahl sieben hinunterzusinken (Fig. 3). (Alle diese Zahlen gelten für Tiere gleich nach der Teilung). Hand in Hand mit der Verringerung der Kerngliederzahl nimmt beim Kleinwerden der Tiere auch die Größe der einzelnen Kernglieder ab. Und zwar sind diese letzten Umänderungen sehr auffallend. Es genügt, nur einen Blick auf die Fig. 3, 4, 22 und 23 zu werfen, um sich bei dem Tier Fig. 23 anfangend von der gesetzmäßigen Abnahme der resp. Größe der Kernglieder mit der Verminderung der Plasmagröße ein klares Bild zu machen. Auf diese Weise sehen wir, daß die Abnahme der Kerngröße beim *Stentor* auch eine Umänderung des Kernapparates bedingt. Dieser umgeänderte Kernapparat zeigt sich bei den verschiedenen Größenvarietäten von *Stentor* auch in allen nachfolgenden Generationen fixiert. Interessant ist nun zu verfolgen, wie diese Umänderung vor sich geht. Sie kann sich ja erst nach den Teilungen, welche Ausgang zu den oben beschriebenen Stentorenvarietäten gewesen sind, ausgebildet haben. Diesen Vorgang werde ich an einem diesbezüglichen Beispiel aus einem Zentrifugenexperiment näher erläutern[1]).

Am 9. April 1908 wurde ein *Stentor* durch langes Zentrifugieren so beeinflußt, daß die eine, fast viermal kleiner geratene obere Hälfte nur drei Kernglieder, die untere, sehr große dagegen deren 16 bekam. Am 11. IV. zeigte der kleine regenerierte *Stentor* noch drei, aber sehr lang ausgestreckte und fast halb verschmolzene Kernglieder (Textfig. H [Skizze]), die vor der Teilung auf die Zahl zwölf auswuchsen, d. h. die daraus entstandenen kleinen Tiere besaßen sechs

---

[1]) Über die Einzelheiten dieses Experimentes siehe Teil II, Kapitel I, 3.

Kernglieder[1]. Dieses Beispiel zeigt deutlich, wie sich die Kerngliederzahl in Korrelation zur Kern- bzw. Plasmamasse einstellt.

Dieser Vorgang ist, genau so gut ausgeprägt, auch bei den Durchschneidungsversuchen zu beobachten. Schneidet man einen ausgewachsenen *Stentor* so durch, daß der eine Teil nur z. B. vier bis fünf Kernglieder, der andre deren 12—13 bekommt, so merkt man, falls eine Regulation der Kernplasmaverhältnisse noch möglich ist (II. Teil, Kapitel 2), daß die Kernglieder beim kleinen *Stentor* sich der Länge nach allmählich ausziehen, um nach einiger Zeit fast miteinander zu verschmelzen und gleich darauf in eine, je nach der Kernplasmamasse, verschieden große Kerngliederzahl einzuschnüren. Ich möchte diesen Vorgang an einem Beispiel erläutern.

Am 22. November 07 (Mittags) habe ich einen ausgewachsenen *Stentor* der Länge nach durchgeschnitten. Auf das eine Stück (ich bezeichne es mit α) entfielen fünf Kernglieder und etwas weniger als die Hälfte vom Protoplasma, das andre dagegen (Tier β) bekam 15 Kernglieder und den Rest vom Plasma. Am 23. XI., $10^1/_2$ vorm. haben sich beide Stücke zu normalen Stentoren regeneriert. Der *Stentor* α enthielt jetzt einen zehngliedrigen Kern. Beim Tier β war die Kerngliederzahl nicht genau zu zählen. Am 24. XI., $10^3/_4$ Vorm. waren beide Tiere in Teilung. Das Tier mit ursprünglich fünf Kerngliedern wies jetzt deren 13—14 auf. D. h. die von der Teilung entstandenen Tochtertiere enthielten jetzt sieben Kernglieder. Dieses Tier war bedeutend kleiner als Tier β, doch nahe der normalen Größe. In diesem Falle sehen wir auch wie die Verkleinerung der Zellengröße eine Umregulierung des Kernapparates nach sich zieht.

Textfig. H.



Hand in Hand mit diesen Umänderungen des Makronucleus gehen die Veränderungen im Mikronucleusapparat. Für das Studium derselben ist *Stentor coeruleus*, wegen der außerordentlichen Kleinheit der Mikronuclei und deren großer Zahl, kein günstiges Objekt. Ich habe mich deshalb auf das Studium von *Frontonia leucas* beschränkt, welches Infusor in der Regel drei bis vier Mikronuclei von ansehnlicher Größe besitzt. Als Vergleich habe ich in diesem Fall drei verschiedene, selbst gezüchtete Größenvarietäten von *Frontonia* herangezogen:

[1] Die Umänderung der Kerngliederzahl habe ich bei der großen Hälfte nicht genau verfolgt.

1. Die kleinen Frontonien aus der im Kapitel 1 besprochenen Kultur (Temperatur 18° C), die die nachstehenden Dimensionen aufwiesen[1]:

Dimensionen des Plasmas	Dimensionen des Kerns	Volumen des Plasmas	Volumen des Kerns	Kernplasma-relation
L = 100	L = 35	Vpl = 156 000		
Br = 52	Br = 12	Vpl — Vk = 153 480	2 520	60,9
D = 30	D = 5			

2. Tiere, gezüchtet bei einer Temperatur von 18° C, die durchschnittlich die folgende Größe zeigten:

Dimensionen des Plasmas	Dimensionen des Kerns	Volumen des Plasmas	Volumen des Kerns	Kernplasma-relation
L = 150	L = 53	Vpl = 840 000		
Br = 80	Br = 25—26	Vpl — Vk = 825 875	14 125	58
D = 70	D = 11			

3. Tiere, gezüchtet bei einer Temperatur von 14° C, mit der folgenden Teilungsgröße:

Dimensionen des Plasmas	Dimensionen des Kerns	Volumen des Plasmas	Volumen des Kerns	Kernplasma-relation
L = 170	L = 61	Vpl = 972 400		
Br = 65	Br = 30	Vpl — Vk = 952 270	20 130	47,2
D = 88	D = 11			

Oder die Tiere verhielten sich zueinander, wenn wir die Größe der kleinen Tiere als Einheit nehmen wie 1 : 5 : 6,2. Die entsprechenden Größenschwankungen der Mikronuclei sind in den Textfig. J *a*, *b*, *c*[1], [2], [3] bei derselben Vergrößerung wiedergegeben. Es fällt gleich auf, daß die kleinen Frontonien einen im Verhältnis zu den bei 18° C gezüchteten Tieren sehr kleinen Mikronucleus aufweisen *(a)* und diese

[1]) Die Größen beziehen sich auf Tiere gleich nach der Teilung.

letzteren *(b)* ihrerseits wieder im Vergleich zu den bei 14° C gezüchteten Frontonien *(c^{1-3})* einen kleineren Mikronucleus besitzen.

Eine Schwankung in der Zahl der Mikronuclei, wenn auch wahrscheinlich, konnte doch, infolge der großen individuellen Variationen, nicht mit der nötigen Genauigkeit festgestellt werden.

Diese an *Frontonia* gemachten, so eindeutigen Befunde lassen über das ähnliche Verhalten der *Stentor*-Mikronuclei keinen Zweifel zu. Wenigstens spricht dafür der Eindruck, den man durch die Beobachtung bekommt. Ferner ist es bei *Stentor* sehr wahrscheinlich, daß mit dem Ausfallen einiger Kernglieder bei den kleinen Varietäten auch eine Herabsetzung der Mikronucleuszahl vor sich gehen wird: die Mikronuclei pflegen, wenn auch in wechselnder Zahl, dicht den Makronucleusgliedern anzusitzen.

Diese gesetzmäßigen Schwankungen bei den verschiedenen Größenvarietäten einer und derselben Zellenart bleiben nicht auf den Kernapparat allein beschränkt. Vielmehr lassen sie sich an verschiedenen Zellorganellen genau verfolgen.

Textfig. J.



Bei allen bisher angeführten Stentorenvarietäten fiel es auf, daß trotz des Kleinwerdens der Tiere immer wieder eine symmetrische Ausbildung der verschiedenen Körperteile bewahrt bleibt. Die ganz kleinen oder die doppeltgroßen Stentoren bewahren genau dieselbe elegante Körperform. Diese symmetrische Ausbildung läßt sich besonders deutlich in Bau und Anlage des Peristoms verfolgen. Die großen Stentoren haben ein weit größeres und breiteres Peristom als die kleinen Tiere. Von Interesse ist es, die Ausbildung dieser Peristome zu verfolgen.

Geht die ungleichmäßige Teilung der Tiere so vor sich, daß das kleine Tochtertier das alte Peristom bekommt (siehe das Zentrifugen-Experiment), so findet man dieses Tier auf einmal mit einem für seine Körperdimensionen sehr großen Körperteil. Derselbe bleibt aber nicht lange Zeit erhalten. Im Laufe der nächsten 5—6 Stunden beginnt sich das alte Peristom allmählich rückzubilden, bis es schließlich vollkommen resorbiert ist. Noch während dieser Zeit merkt man das Erscheinen einer ganz neuen Peristomanlage, die dem speziellen Größenverhältnisse des Tieres genau angepaßt ist. Diese so auffallenden Prozesse, die sich bei der Regulierung der Peristomgröße zu der Größe des Körpers abspielen, treten auch bei dem Experiment, das

zur unterdrückten Teilung geführt hat, deutlich hervor. Wie ich es im Kapitel 1 eingehend beschrieben habe, kam es im Laufe des Versuches zu einem Zustand, wo zwei halbgetrennte Tiere mit ihren vorderen Enden zusammenhingen. Jedes von diesen Tieren hatte eine selbständige Peristomanlage, die an einer Stelle in die andre überging. Sowie der Verschmelzungsprozeß des Körpers eintrat, merkte man, daß die Pharyngealvertiefung der linken Körperhälfte allmählich resorbiert wurde. Aus dem doppelten Peristom wurde nach und nach ein einheitliches gebildet, das eine Zeit lang immer noch sehr groß und vor allen Dingen breit blieb. Erst allmählich konnte das Peristom seine regelmäßige kreisrunde Form annehmen. Da in diesem Fall das schon vorhandene Peristom nicht so sehr mit der Größe des neu entstandenen Tieres disharmonierte, wurde die Peristomregulierung durch eine unbedeutende Resorption des alten Peristoms zu Ende gebracht. So sehen wir, daß die Umregulierung der Peristomanlage nicht etwa einen für immer festgelegten Weg einschlägt, sondern der einzuschlagende Weg hängt sehr viel von dem Überlieferungszustand des alten Peristoms und der resp. Körpermasse des neu entstandenen Tieres ab. Hier tritt uns deutlich die hohe Plastizität in der Regulationsfähigkeit der Zelle entgegen.

Genau solcher korrelative Zusammenhang zwischen Körpergröße und Peristomdimensionen war auch bei *Frontonia* zu beobachten. Leider war es mir nicht möglich, die diesen Ausgleich herstellenden Prozesse genau zu verfolgen.

Die mitgeteilten Beobachtungen stehen in völligem Einklang mit den ähnlichen Befunden Morgans, die er an durchgeschnittenen Stentoren gemacht hat. Die vielen Experimente dieses Forschers beweisen unzweifelhaft, daß die kleinen regenerierten Stentoren die beim Durchschneiden erhaltenen Teile vom alten Peristom resorbieren und ein ganz neues ausbilden. In manchen Fällen läßt aber Morgan auch die Möglichkeit zu, daß vielleicht manche Partien vom alten Peristom bei der Ausbildung des neuen mit verwendet werden können.

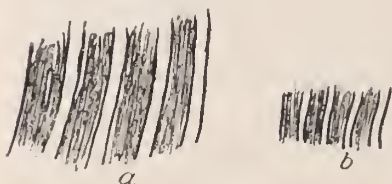
Es ist außerdem zu erwarten, daß die Verkleinerung oder die Vergrößerung des Peristomfeldes auch eine Umänderung in der Zahl und der Größe der Randmembranellen nach sich zieht. Dieselben stehen, wie die eingehenden Beobachtungen Schubergs zeigen, in engem Zusammenhang mit vielen Differenzierungen im Peristomfeld, welch letztere unzweifelhaft durch die Größenumänderungen und Regulierungen des Peristoms getroffen werden. Über diese Fein-

heiten des Baues habe ich jedoch keine eingehenden Untersuchungen angestellt.

Ein andres Körpermerkmal, dessen Veränderungen beim *Stentor coeruleus* leichter zu studieren sind, ist die Körperstreifung. Wie bekannt, verlaufen bei diesem Infusor von dem vorderen Ende anfangend und sich vielfach bis zum hinteren Ende fortsetzend blaugefärbte Riffelungen (Rippenstreifen), die durch helle unpigmentierte Streifen voneinander getrennt sind. Unterhalb dieser letzteren finden sich besondere Differenzierungen des Ectoplasmas, die zur Contractilität in Beziehung stehen. Das sind die sogenannten Myonemen oder Muskelfibrillen. Die Beobachtungen Steins, Bütschlis, Schewiakoffs, Schubergs u. a. zeigen nun, was leicht zu bestätigen ist, daß nicht alle Streifen sich bis zum hinteren Körperende fortsetzen, sondern viele von denselben auf dem halben Weg oder etwas später aufhören und mit andern benachbarten Streifen verschmelzen. Dieser letzte Umstand ist wichtig und muß unbedingt berücksichtigt werden, wenn man Vergleiche zwischen der Zahl und der Dicke der Streifen einzelner Stentoren anstellt. Ich habe nun bei den Stentoren, die von einer unterdrückten Teilung stammten, und bei den Tieren aus der Kultur »mit kleinen Stentoren« die Zahl der Körperstreifen gezählt, um auf diese Weise die Veränderungen festzustellen, die dieselben mit der Umänderung der Körpergröße erfahren. Die Zählungen wurden an den abgetöteten, zusammengekugelten Tieren ausgeführt. Diese letzteren wurden mit dem Peristom nach unten orientiert und die Streifenzahl auf dem großen optischen Durchmesser des Körpers, was ungefähr der mittleren Körperregion entsprechen würde, festgestellt. Diese nach den mit dem Zeichenapparat entworfenen Zeichnungen ausgeführten Zählungen ergaben, daß die großen Stentoren ungefähr 110—115 Körperstreifen aufweisen. Diese Zahl sinkt bei den kleinen Tieren auf 70—80 herunter. Es findet also mit der Umänderung der Körpergröße auch ein Wechsel in der Zahl der Körperstreifen statt. Vergleicht man nun die Abnahme der Körperstreifen der beiden in Frage kommenden Stentorenvarietäten (Fig. 3 und Fig. 23), so stellt sich heraus, daß dieselbe im Verhältnis von 1,50 : 1 steht, während der Umkreis der beiden Stentorenkörper das Verhältnis von 1,8 : 1 aufweist. Diese, wenn auch ganz in großen Zügen ausgeführte Rechnung zeigt nun, daß mit der Umänderung der Zahl der Körperstreifen auch eine Verschiebung in der Breite derselben stattfinden muß. Die von möglichst genau derselben Körperregion (ungefähr in der Mitte der Körperlänge) entnommenen Zeich-

nungen (Ocul. 3, Objekt 7; — Arbeitstisch; — Winkelstellung des Zeichenapparates gleich) zeigen in der Tat, daß die Körperstreifen der großen Tiere (Textfig. K*a*) bedeutend breiter als die Streifen der kleinen Stentoren sind (Textfig. K*b*). Diese Umänderung in der Breite der Körperstreifen hat aber als unmittelbare Folge eine Umänderung der unter denselben eingebetteten Myonemfibrillen. Die großen Stentoren werden nicht nur eine größere Zahl von Myonemfibrillen besitzen, sondern diese letzteren werden auch viel dicker als diejenigen der kleinen Stentoren sein. Denn nach den Untersuchungen Neresheimers nehmen die Myonemfibrillen eine bestimmte Breite der Längskörperstreifen an.

Textfig. K.



Aus dem bisher Mitgeteilten ist zu ersehen, daß man durch das experimentelle Eingreifen die Möglichkeit gewinnt, tiefgreifende morphologische Umänderungen in einer Zelle hervorzurufen. So kann man z. B. nicht nur die Größe der Zelle umändern, sondern auch den Bau der Makronuclei, die Dicke und die Zahl der Myonemfibrillen, die Zahl und die Breite der Längskörperstreifen, die Zahl der adoralen Membranellen usw. Noch mehr, alle die Umänderungen können zu fixen Zelleneigenschaften gemacht werden, die dann auf die ganze Nachkommenschaft dauernd übertragen werden. In dem Fall haben wir vor uns das Fixieren und die weitere Vererbung erworbener Eigenschaften. Für den Fall der Zellgröße ist nun klar, daß das Fixieren und die Vererbung derselben in einem ursächlichen Zusammenhang mit den Kernplasmaverhältnissen der ganzen Zelle stehen und daß die genaue Erforschung dieser Verhältnisse allein genügend ist, um eine ungezwungene Erklärung der Vererbung dieser Eigenschaft geben zu können, ohne die Zuflucht zu den jetzt angenommenen mikromeristischen Vererbungstheorien zu nehmen. Von diesen Verhältnissen allein ausgehend kann man auch das Variieren und die Vererbung der Größe bei den vielzelligen Organismen einer Erklärung entgegenführen. (Siehe Experim. Zellstudien I, Kapitel 6.)

Die Vererbung der andern morphologischen Eigenschaften der Zelle, wie die Dicke und die Zahl der Myonemfibrillen usw., läßt sich in unserm Fall auch in ein ganz andres Licht stellen. Beim Überblicken aller hier besprochenen Umänderungen des Stentoren-

körpers mit dem Wechsel seiner Größe fällt nämlich gleich der enge Korrelationszusammenhang ins Auge, welcher zwischen den einzelnen Zellbestandteilen besteht. Die ganze Zelle ist gleichsam ein ausbalanciertes, reguliertes System. Man kann sich alle diese Regulationen nur dann ganz klarmachen, wenn man die Zelle als Einheit ansieht, bei der beiden Hauptzellbestandteilen — dem Plasma und dem Kern — eine gleich wichtige Rolle zukommt.

Sehen wir, welch andre Auffassungsmöglichkeit hier überhaupt in Betracht kommen könnte und welche Berechtigung sie haben würde.

Wie bekannt, hat man, die komplizierten Umänderungen betrachtend, denen die Infusorienmikronuclei während der Conjugation unterworfen sind, in denselben die Träger der Vererbungssubstanzen der Zelle gesehen. Wir haben uns dann die Mikronuclei, falls wir die Vererbungsträger im Sinne Weismanns annehmen würden, als einen Komplex von Determinanten vorzustellen. Sollte dies nun der Fall sein, so würde es wohl auffallen, daß die Mikronuclei auch alle korrelativen Veränderungen zugleich mit den übrigen Zellbestandteilen durchmachen. Noch auffallender würde es aber sein, daß die Mikronuclei, welche eine bestimmte Sorte von Vererbungssubstanzen enthalten sollen, wenn sie in eine kleinere Zelle geraten, nicht ganz die gleichen Organellen zur Entfaltung bringen, wie sie dies in einer größeren Zelle tun würden. Denken wir uns z. B. den Fall: durch eine ungleichmäßige Verteilung sind zwei Zellen entstanden, von denen die eine zehnmal kleiner als die andre ist. In beiden Fällen sind dieselben Mikronuclei als Träger bestimmter Zelleigenschaften (wie Myoneme von dieser und dieser Dicke, Makronuclei von so und so vielen Gliedern usw.) in die einzelnen Zellen hineingeraten. Wie würde es dann zu erklären sein, daß dieselben Determinanten in der einen Zelle einen zwölfgliedrigen Makronucleus bedingen, in der andern Zelle einen z. B. nur viergliedrigen? Daß ferner die Determinanten in der einen Zelle Muskelfibrillen von einer viel geringeren Dicke als bei der andern zur Entwicklung bringen? Wie können sich denn diese Generationen lang festgelegten Vererbungsträger im Lauf von nur einer Stunde, ja sogar in noch weniger Zeit so gründlich umändern und gleich darauf wieder ins Gleichgewicht kommen, sowie die Zellgröße ihr Gleichgewicht erreicht?

Alle diese Überlegungen lassen solch eine Erklärung der Vererbung aller vorher erwähnten morphologischen Zellbestandteile als sehr unwahrscheinlich erscheinen. Die Vererbung stellt sich in unserm speziellen Fall als ein einfacher Regulationsprozeß dar.

Wenn wir auch augenblicklich nur erst den ganzen Komplex von Regulationen überblicken, ihre korrelativen Umänderungen wahrnehmen, ohne aber vorerst tiefer in denselben eindringen zu können, so ist doch diese wenn auch noch unvollkommene Erklärung, wie es mir scheinen möchte, viel befriedigender, als wenn man zum Verständnis der Vererbbarkeit der erwähnten Zelleigenschaften auf die heute angenommenen Vererbungstheorien zurückgreifen würde.

München, im Februar 1909.

Literaturverzeichnis.

Amelung, E. (1893). Beziehnngen zwisehen Volumen der Zellen nnd den Volumen der Pflanzenorgane. Dissert. Würzburg.

—— (1893). Über mittlere Zellengrößen. Flora u. allg. bot. Zeitung.

Boveri, Th. (1896). Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz.-Ber. d. Phys. med. Ges. zu Würzburg.

—— (1904). Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

—— (1905). Zellenstudien V. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena.

Bütschli, O. (1889). Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Protozoen. Bd. III.

Chambers, R. (1908). Einfluß der Eigröße und der Temperatnr auf das Wachstum und die Größe des Frosches und dessen Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 72.

Delage, Y. (1899). Études sur la mérogonie. Arch. de Zool. expér. T. VII.

Driesch, H. (1898). Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VI.

—— (1900). Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. X.

Gerassimow, J. J. (1901). Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Bull. soc. imp. Natur. Moscou.

—— (1902). Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Phys. Bd. I. Heft 3.

—— (1904). Über die Größe des Zellkerns. Beihefte znm Botan. Centralblatt. Bd. XVIII. Abt. I. Heft 1.

Gruber, Aug. (1892). Einzellige Zwerge. Festschr. Leuckart. S. 74—76.

—— (1893). Mikroskopische Vivisektion. Ber. Nat. Ges. Freiburg. Bd. VII.

Hertwig, O. (1891). Über pathologische Veränderung des Kernteilungsprozesses infolge experimenteller Eingriffe. Internationale Beiträge zur wissenschaftl. Medizin.

Hertwig, R. (1903a). Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. München. Verlag Lehmann.

HERTWIG, R. (1903b). Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23.

—— (1905). Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Zool. Ges. 15. Vers.

—— (1908). Neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. Bd. I. H. 1.

LOEB, J. (1908). Über den chemischen Charakter des Befruchtungsvorganges und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen. Leipz.

MARCUS, H. (1906). Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXII.

MORGAN, T. H. (1895). Studies of the »Partial« Larvae of sphaerechinus. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. II.

—— (1901). The Proportionate Development of Partial Embryos. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII.

NERESHEIMER, E. R. (1903). Über die Höhe histologischer Differenzierung bei heterotrichen Ciliaten. Arch. f. Protistenkunde. Bd. II.

POPOFF, M. (1907a). Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.

—— (1907b). Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Festschrift für R. HERTWIG.

—— (1908a). Die Gametenbildung und die Konjugation von Carchesium polypinum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89.

—— (1908b). Experimentelle Zellstudien. I. Archiv f. Zellforschung. Bd. I. Heft 2/3.

RABL. C. (1897). Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63.

SACHS, J. (1893). Physiologische Notizen. VI. Flora.

SCHUBERG. (1889). Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. IV.

STEIN. (1867). Der Organismus der Infusionstiere. Leipzig.

STRASBURGER, E. (1893). Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Histol. Beiträge. V.

ZUR STRASSEN, O. (1898). Über die Riesenbildung bei Ascariseiern. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VII.

WOLTERECK, R. (1898). Zur Bildung und Entwicklung des Ostrakodeneies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 64.

Bemerkung zu den Tafeln.

Die Figuren 3, 4, 22 und 23 sind mit Ocul. 1, Objekt. 7 (LEITZ) bei normaler Tubuslänge mit dem ABBEschen Zeichenapparat auf der Höhe des Arbeitstisches gezeichnet. Alle übrigen Figuren sind nach dem Leben (Ocul. 3, Objekt. 3 [LEITZ], Tubuslänge normal, Zeichenapparat ABBE, Arbeitstischhöhe) gezeichnet.

Bei der Reproduktion sind beide Tafeln um $1/3$ verkleinert worden.

Näheres über die einzelnen Figuren siehe im Text.

Nachtrag.

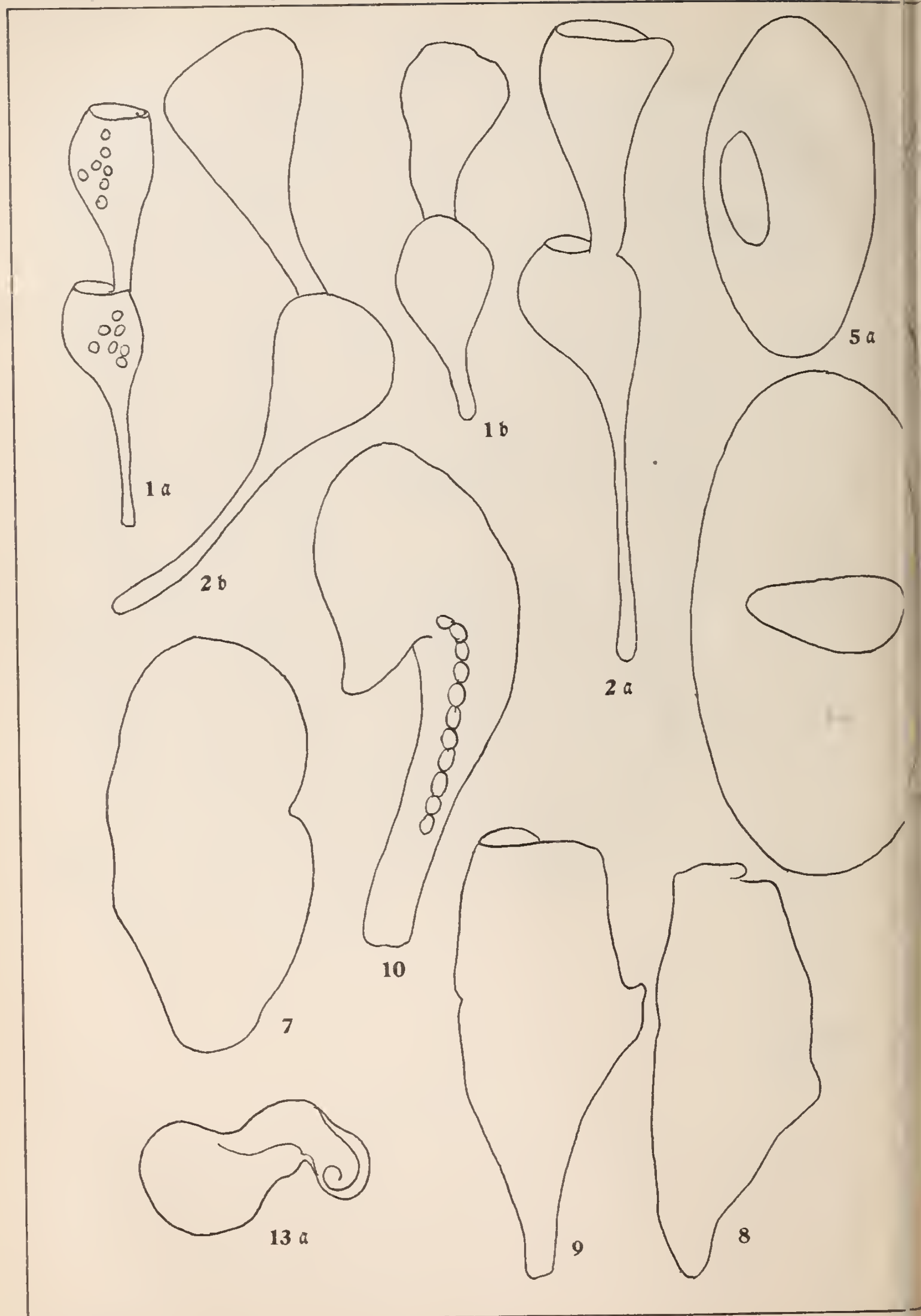
Die in der vorliegenden Arbeit wiedergegebenen Messungen an *Paramaecium caudatum* und die daraus ausgerechneten Werte der Kernplasmarelation weisen einen Unterschied gegenüber den entsprechenden Resultaten H. Rautmanns auf. (Rautmann — »Der Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers und Kerns«. — Dieses Archiv, Bd. III, Heft 1.) Während ich z. B. bei 25° C einen Wert für die Kernplasmarelation von etwa 45 fand, beläuft sich der entsprechende Wert bei Rautmann, dessen Messungen an einem Material anderweitiger Herkunft ausgeführt worden sind, auf etwa 15. Es scheint, daß solche Unterschiede in den Werten der Kernplasmarelationen nicht zu den Seltenheiten gehören, da die inzwischen ebenfalls im Zoologischen Institut zu München an *Paramaecium caudatum* ausgeführten weiteren Messungen von H. Gläser einen Mittelwert zwischen den oben genannten d. i. — etwa 30 — ergeben haben.

Trotzdem sich somit Unterschiede in der Kernplasmarelation zwischen den einzelnen Zuchten ergeben haben, so hat sich doch anderseits herausgestellt, daß innerhalb ein und derselben Zucht die gleichen Verschiebungen der Kernplasmarelation durch wechselnde Temperaturen hervorgerufen werden, was eine Bestätigung der Hertwigschen Ansicht ist, daß in der Kernplasmarelation eine die Zellfunktionen beherrschende Gesetzmäßigkeit zum Ausdruck kommt.

Worauf diese Schwankungen in der Kernplasmarelation beruhen, ob sie z. B. ein Ausdruck vorhandener Paramaecienvarietäten sind, kann nur durch weitere Untersuchungen aufgeklärt werden, welche einer von uns (Rautmann) schon begonnen hat.

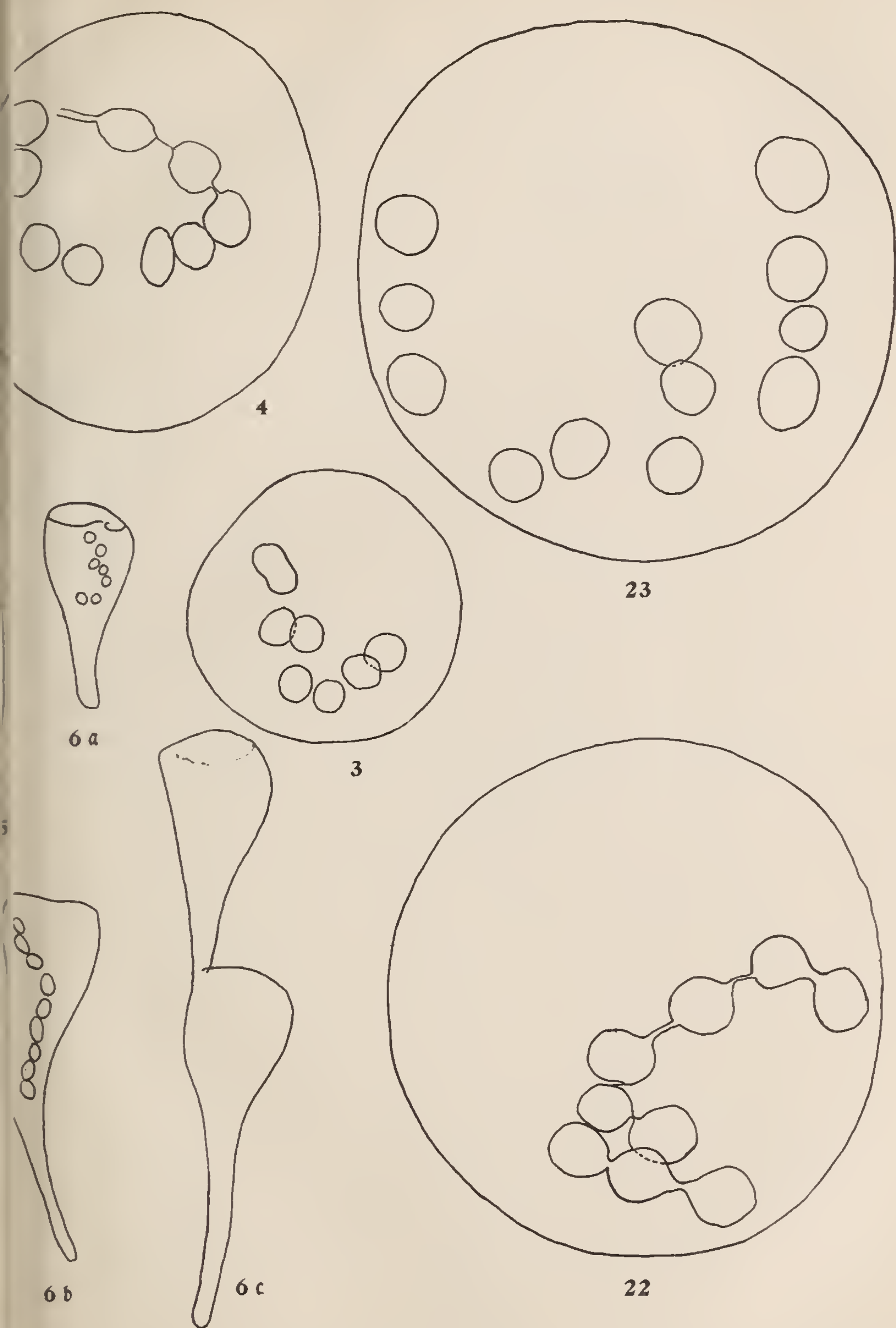
München, im März 1909.

M. Popoff.
H. Rautmann.

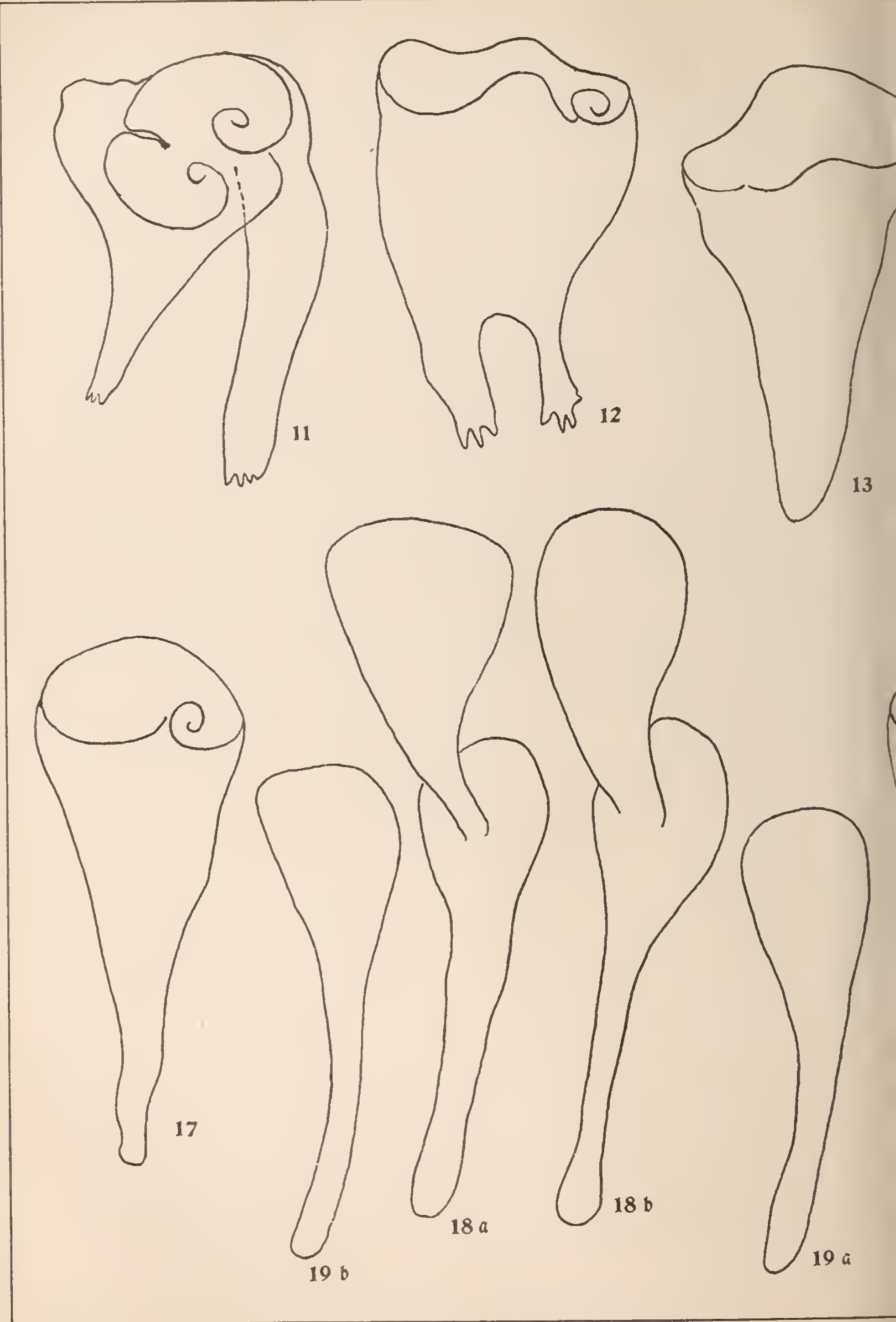


Popoff, gez.

Verlag von Wi

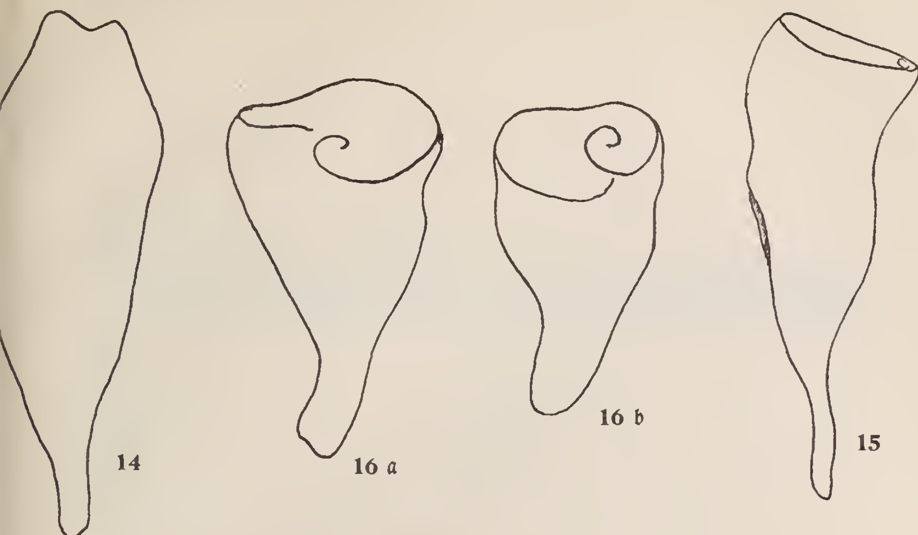


…lmann in Leipzig.



Popoff. gez.

Verlag von Wil



20 a 20 b 21 a 21 b

ann in Leipzig.

Die Blastomerenkerne von Ascaris megalocephala und die Theorie der Chromosomenindividualität.

Von

Th. Boveri
(Würzburg).

Hierzu 7 Textfiguren und Tafel VII—XI.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Die Anschauung, daß im ruhenden Kern der höheren Tiere und Pflanzen eine Anzahl von Territorien bestehen, deren jedes aus einem bestimmten Chromosoma der vorhergehenden Mitose entstanden ist und bei der nächsten Mitose wieder zu einem bestimmten Chromosoma sich zusammenzieht, diese Anschauung hat, seit sie zuerst ausgesprochen worden ist, durch vielfältige und sehr verschiedenartige Studien im Tier- und Pflanzenreich immer neue und kräftigere Stützen gewonnen.

So höchst wertvoll nun aber auch diese im Lauf der Jahre hinzugekommenen Beweismittel sind, in zweierlei Hinsicht ist dasjenige Objekt, für welches die Lehre zuerst klar formuliert worden ist — der junge Keim von *Ascaris megalocephala* —, bisher durch kein andres übertroffen worden. Nirgends anders läßt sich so einfach und sicher die für jene Hypothese unerläßliche Grundlage feststellen, daß nämlich abnorme Chromosomenzahlen sich durch den Ruhezustand des Kerns hindurch erhalten; nirgends sonst bietet ein Kern so sichere Kriterien für die Frage dar, ob an der nämlichen Stelle, wo sich ein Chromosoma in den nicht analysierbaren Ruhezustand umgewandelt hat, auch wieder eines sich herausbildet.

Es ist daher eine für die Individualitätstheorie nicht unwichtige Frage, ob die Angaben, die ich vor 21 Jahren für dieses Objekt gemacht habe (9), zutreffend sind oder nicht. In einem vor kurzem erschienenen kritischen Referat hat R. Fick (23) dies bestritten. Was ich für die Erhaltung abnormer Chromosomenzahlen als vollen Beweis ansehen zu dürfen glaubte, betrachtet er als eine bloße Deutung; die Gründe für die Individualitätshypothese aber, die ich aus meinen Beobachtungen über die Schleifengruppierung abgeleitet habe, bezeichnet er als gänzlich nichtig.

So schien es mir geboten, die *Ascaris*-Kerne speziell mit Rücksicht auf den zweiten Punkt von neuem zu studieren. Ehe ich auf die Ergebnisse dieser Untersuchung eingehe, sei das Problem kurz dargelegt.

Nachdem C. Rabl (30) für Salamanderkerne gezeigt hatte, daß die Stellung der Schleifen in dem zur Teilung sich vorbereitenden Kern ungefähr die gleiche ist wie diejenige der Tochterschleifen, die den Kern gebildet hatten, habe ich mir die Frage vorgelegt, ob sich an den für solche Untersuchungen viel günstigeren Blastomerenkernen von *Ascaris megalocephala* nicht Anhaltspunkte dafür finden ließen, daß jedes neue Chromosoma mit einem bestimmten der in den Kern eingegangenen identisch ist. Der Weg zur Prüfung dieser Frage war folgender. Die Beobachtung der Vorgänge bei der Bildung der ruhenden Kerne lehrt, daß, so lange sich überhaupt der Verlauf der Tochterchromosomen noch erkennen läßt, deren Gestalt und gegenseitige Stellung nicht wesentlich verändert wird. Geht nun jedes neue Chromosoma genau aus dem Kernbezirk hervor, den ein Tochterchromosoma gebildet hatte, der Art, daß jedes frühere Ende wieder zu einem Ende wird, so muß beim Sichtbarwerden der neuen Chromosomen im Prinzip die gleiche Guppierung auftreten, die vor der

Kernbildung bestanden hatte. Die Entscheidung wäre einfach, wenn man diese Verhältnisse im Leben verfolgen könnte. Da dies nicht der Fall ist, handelte es sich darum, ein Mittel zu finden, um die Frage auf indirektem Weg zu entscheiden. Dieses Mittel ist gegeben in der Vergleichung der beiden Schwesterkerne. Da diese beiden Kerne sich aus prinzipiell gleicher Schleifengruppierung ableiten, müssen sie, falls der ruhende Kern die ihm zugrunde liegende Chromosomenanordnung dauernd bewahrt, auch in den Prophasen der nächsten Teilung wieder beide die gleiche Schleifenstellung aufweisen. Und wird nun eine solche Übereinstimmung in der Tat gefunden, so darf es, da die Schleifengruppierung von Ei zu Ei variabel und also innerhalb dieser Grenzen funktionell bedeutungslos ist, als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden, daß die Gleichheit der Gruppierung in den Schwesterkernen eine ererbte ist, d. h. daß sich die gegebene Anordnung durch den Ruhezustand hindurch erhalten hat.

Die von mir an einigen günstigen Zweizellenstadien ausgeführte Analyse hatte mich in der Tat zu solchem Schluß geführt. Dieses Ergebnis nun ist es, das Fick in ausführlicher Darlegung als hinfällig erklärt, und zwar sowohl auf Grund einer Prüfung meiner alten Figuren als auch gestützt auf die Angaben andrer Autoren und auf eigene Untersuchungen am gleichen Objekt.

Ein Mangel haftet meinen damaligen Resultaten allerdings an: ich hatte nur eine kleine Zahl analysierbarer Fälle auffinden können. Als daher der Angriff Ficks erschienen war, suchte ich nach günstigerem Material und stieß dabei in einigen, vor 9 Jahren in Alkohol-Essigsäure[1]) konservierten Uteri auf Eier, die zur Prüfung unsrer Frage in unübertrefflicher Weise geeignet sind. Ihre Vorzüge gegenüber meinen Präparaten von 1888 bestehen in drei Umständen: 1. gehören sie der Varietät *univalens* an, bei der die Verfolgung der einzelnen Schleifen unvergleichlich viel leichter ist als bei *bivalens*; 2. sind die Kerne der beiden primären Blastomeren fast in allen Keimen in der gleichen Phase ihrer Metamorphose, so daß die für unsre Zwecke notwendige Analyse beider Kerne, die ich früher nur an fünf Objekten hatte ausführen können, nun an zahllosen Eiern möglich ist; 3. endlich zeigen die Eier eine beträchtliche Mannigfaltigkeit sehr charakteristischer Chromosomenstellungen, so daß sieben Haupttypen unterscheidbar sind, die in verschiedenem Mengenverhältnis vorkommen.

---

[1]) 95 Teile Alkohol 70% + 5 Teile Eisessig.

Alle im folgenden beschriebenen Befunde beziehen sich, falls nichts andres bemerkt ist, auf den gleichen Wurm, der mit A bebezeichnet sein mag.

I. Die verschiedenen Typen von Äquatorialplatten im Ei von Ascaris meg. univalens.

A. Beide Schleifen gestreckt oder leicht gebogen.

1. Die vier Schleifenenden weit voneinander entfernt

2. Die beiden Schleifen mit ihrem einen Ende benachbart

3. Jedes Ende der einen Schleife einem Ende der andern benachbart

B. Eine Schleife gestreckt oder leicht gebogen, die andre U-förmig zusammengebogen.

4. Die Enden der gestreckten Schleife von denen der U-förmigen weit entfernt

5. Das eine Ende der gestreckten Schleife den beiden Enden der U-förmigen benachbart

C. Beide Schleifen U-förmig gebogen.

6. Die Enden der einen Schleife von denen der andern weit entfernt

7. Alle vier Schleifenenden benachbart

Naturgetreue Abbildungen von Äquatorialplatten, alle von dem Wurm A stammend, sind in Fig. 1a—7a (Taf. VII) wiedergegeben.

Diese sieben Haupttypen, zu denen es mancherlei untergeordnete Variationen gibt, werden in sehr verschiedener Häufigkeit angetroffen.

Bei unserm Wurm A ist Typus 6 weitaus am häufigsten, dann folgen, unter sich etwa gleich zahlreich, Typus 4 und 5. Selten sind die Typen 1, 2 und 7. Nur ein einziges Mal habe ich den Typus 3 gefunden.

II. Die Entstehung der Tochterkerne. Die Kernfortsätze.

Im Jahr 1883 hat bekanntlich E. van Beneden (3) im *Ascaris*-Ei die Entstehung der Tochterplatten durch Längsspaltung der Chromosomen der Äquatorialplatte entdeckt und damit die völlig symmetrische Schleifengruppierung in den beiden Tochtergruppen. Betrachtet man ein Ei im Stadium der Metakinese in polarer Ansicht, so erhält man bei verschiedener Einstellung zweimal die gleiche Figur. Bei van Beneden (3, pl. XIX bis, Fig. 25) ist ein solches Bild von der Varietät *bivalens* wiedergegeben; ein ähnliches in etwas schiefer Ansicht findet sich bei mir (9, Taf. IV, Fig. 80a). Genau das gleiche gilt natürlich für die Varietät *univalens*. So sind also die sieben oben aufgeführten Typen auch in den Tochterplatten zu unterscheiden.

Allerdings lassen sich die Bilder dieser Stadien bei dem Wurm A an Klarheit mit andern Präparaten, die ich gesehen habe, nicht vergleichen. Eine Erscheinung, auf die ich schon früher gelegentlich hingewiesen habe: die große Variabilität des Teilungsvorgangs im *Ascaris*-Ei, soweit es sich um untergeordnete Punkte handelt, zeigt sich auch hier. Das Eigentümliche in unserm Fall besteht darin, daß nur ein ziemlich kleiner mittlerer Abschnitt einer jeden Schleife von Spindelfasern besetzt und also direkt von dem entsprechenden Abschnitt der Schwesterschleife wegbewegt wird. Nur dieser kleine Bereich bildet die eigentliche »Tochterplatte«, die größeren Endabschnitte sind in der bekannten Weise gegen den Äquator abgebogen, wo sie oft noch lange mit denen der Schwesterschleife in Zusammenhang stehen (Fig. 9, Taf. VIII).[1]) Etwas spätere Stadien nach schon vollzogener Durchschnürung des Protoplasmas sind in Fig. 10 und 11 wiedergegeben. Die abgebogenen Schleifenabschnitte zeigen sich in einer Weise, die ich nur bei diesem Wurm A gefunden habe, gegen die Spindelachse zusammengedrängt, um sich, wenn die passive

---

[1]) Ich bemerke, daß bei fast allen hier besprochenen Präparaten die Zellenoberfläche mehr oder weniger stark gerunzelt ist. Ich habe diese Artefakte in den Zeichnungen nicht wiedergegeben, sondern überall glatte Konturen gezeichnet, wie wir sie von den lebenden Eiern kennen.

Bewegung des Auseinanderweichens zu Ende ist, wieder weiter auseinanderzuspreizen, so daß die Anordnung wieder durchsichtig wird.

Ein solches Stadium mit wieder aufgelockerten Chromosomen ist in Fig. 14a wiedergegeben; in 14b sind die beiden Chromosomengruppen in der Richtung der Spindelachse gezeichnet, und zwar beide bei der gleichen Stellung des Eies. Wir haben es hier mit dem Typus 6 zu tun, der oben für die Äquatorialplatte des Eies folgendermaßen charakterisiert worden ist: »Beide Schleifen U-förmig gebogen; die Enden der einen Schleife von denen der andern weit entfernt«. In jeder Tochtergruppe ist diese Anordnung leicht zu erkennen, zugleich aber auch, daß die früher so exakte Symmetrie der beiden Antagonisten schon auf diesem Stadium keine vollkommene mehr ist. Es machen sich hier allem Anschein nach schon Eigenbewegungen der Chromosomen geltend, die nicht genau parallel gehen. An diesen Bewegungen ist besonders der Umstand erwähnenswert, daß die mittleren Schleifenabschnitte einer jeden Gruppe, die ursprünglich alle im gleichen Niveau und dem Pol am nächsten standen, sich mehr oder weniger stark gegeneinander verschieben können. Fig. 14a zeigt dies sehr klar, besonders ausgeprägt in der oberen Zelle. Das Rablsche Schema: Schleifenwinkel gegen den Pol gerichtet, gilt hier nicht mehr. Es sieht oft so aus, als wenn die Schleifen sich in einem gegebenen Raum möglichst gleichmäßig zu verteilen suchten und sich dabei einander auswichen. Aus dem früheren flächenhaften Nebeneinander wird ein räumliches Untereinander, so daß die beiden Fäden bei Polansicht (Fig. 14b) einander überschneiden. Alles dies wird uns wichtig werden, wenn wir mit dem oben betrachteten Stadium dasjenige der nächsten Prophasen vergleichen werden.

Ein dem eben betrachteten Bild sehr ähnliches zeigt Fig. 15. Nur ist hier bereits die Kernmembran aufgetreten, in ihrem Verlauf dem Komplex der mittleren Schleifenabschnitte folgend. Die Schleifenenden ragen noch frei ins Protoplasma heraus. Wir treffen hier wieder auf einen Punkt, der bei verschiedenen Individuen des Pferdespulwurms in hohem Grad variabel sein kann, nämlich das zeitliche Verhältnis zwischen dem Erscheinen der Kernmembran und der Metamorphose der Tochterschleifen. In den Eiern, die meiner Arbeit von 1888 zugrunde liegen, beginnen die Chromosomen mit der Umbildung zum Gerüstzustand lange, ehe eine Spur der Kernvacuole zu sehen ist; zur Zeit, wo diese auftritt, sind schon so zahlreiche Anastomosen zwischen den Chromosomen entstanden, daß sich der Bezirk, der jedem dieser Elemente entspricht, nicht mehr fest-

stellen läßt. Bei den Eiern, die uns hier beschäftigen, finden wir die Chromosomen im jungen Kernbläschen noch fast unverändert vor; ihr Verlauf ist mit Leichtigkeit zu bestimmen.

Auch in dem weiter fortgeschrittenen Kern der Fig. 16 ist dies noch der Fall. Die mittleren Teile der Chromosomen erscheinen hier zu blassen, undeutlich und unregelmäßig begrenzten Bändern aufgequollen, die teils ihre breite, teils ihre schmale Seite dem Beschauer zukehren. Bei der Betrachtung der Breitseite zeigen sich die stärker färbbaren Teile sehr häufig zu einer Doppelreihe angeordnet. Anastomosen zwischen den beiden Schleifen oder zwischen verschiedenen Abschnitten der gleichen Schleife sind kaum noch aufgetreten.

Im Gegensatz zu den mittleren Bereichen sind die frei herausragenden Schleifenenden noch wenig verändert; sie sind viel kompakter und stärker färbbar: in ihrem Umkreis erscheinen nun die ersten Spuren schlauchförmiger Membranen, die uns in späteren Stadien als deutliche Blindsäcke der Hauptvacuole wieder begegnen.

Auf das Detail der Chromosomenmetamorphose gehe ich nicht ein; es ist mir zweifelhaft, ob der Konservierungszustand der Präparate eine bis ins einzelne gehende Beschreibung alles Wahrnehmbaren rechtfertigen würde. Doch muß ich kurz der Darstellung gedenken, die in jüngster Zeit K. Bonnevie (5) von den Kernen der *Ascaris*-Blastomeren gegeben hat. Sie findet, daß jedes Tochterchromosoma sich vor dem Übergang in den Ruhezustand zu einem Spiralfaden metamorphosiert. Die mittleren Teile der Schleifen sollen sich als Ganzes »in offenen Spiralwindungen« anordnen (S. 472), während sich in den Schleifenenden die färbbare Substanz zu einem feineren Spiralfaden differenziert, der als Leiste die achromatische Grundsubstanz umwindet und sich kontinuierlich in die offene Spirale des mittleren Schleifenabschnittes fortsetzt.

Bei der Beurteilung dieser Angaben wird man wieder die große Variabilität aller dieser Verhältnisse bei verschiedenen Individuen berücksichtigen müssen. Völlig sicher ist es, daß die spiralige Anordnung der mittleren Schleifenbereiche keine allgemeine und also auch keine wesentliche Erscheinung sein kann; ich habe sie an keinem einzigen der je von mir studierten Blastomerenkerne gesehen; auch bei unserm Wurm A ist sie mir niemals begegnet. Dagegen sind mir die Bilder, auf welche sich Fräulein Bonnevies Beschreibung eines Spiralfadens an den Schleifenenden gründet, wohl bekannt. In etwas schematischer Weise finden sich diese

Strukturen bereits bei van Beneden und Neyt (4, Pl. I, Fig. 6 und 8) abgebildet. Am deutlichsten habe ich sie in Eiern gefunden, die in einem starken Alkoholessiggemisch (20% Eisessig) konserviert waren. Die Bilder, die ich hier gesehen und neuerdings an Präparaten von *bivalens* genauer studiert habe, sind denen K. Bonnevies ungemein ähnlich und lassen sich kaum anders als im Sinn eines chromatischen Spiralfadens deuten. Nicht unerwähnt darf jedoch bleiben, daß mir viele Präparate speziell von *univalens* vorgekommen sind, die durchaus nicht den Eindruck schlechter Konservierung machen und bei denen der Übergang der Schleifenenden in den Zustand eines groben Gerüstes Schritt für Schritt verfolgbar ist, ohne daß Bilder auftreten, die den Gedanken an eine Spiralstruktur nahelegen könnten. So wird gegenüber einer Generalisierung der von K. Bonnevie betonten Struktur noch eine gewisse Vorsicht geboten sein.

Glücklicherweise sind alle diese Fragen nach der feineren Struktur für das Problem, das uns hier beschäftigt, ohne Belang. Es kommt uns nur auf die gröberen Verhältnisse an, über deren Realität kein Zweifel bestehen kann. In dieser Beziehung seien nun die Kerne der Fig. 16 noch etwas genauer ins Auge gefaßt. Wir haben hier die letzte Phase vor uns, in welcher die Tochterchromosomen in den beiden Kernen noch sicher verfolgt werden können. Wir wollen sie deshalb hier nochmals auf ihre Symmetrie vergleichen. Auf den ersten Blick mag die Anordnung der Fäden in den beiden Kernen recht verschieden erscheinen. Allein genauere Betrachtung zeigt, daß oben wie unten der gleiche Gruppierungstypus besteht, nämlich unser Typus 5, den wir für die Äquatorialplatte des Eies folgendermaßen charakterisiert haben: »eine Schleife gestreckt oder leicht gebogen, die andre U-förmig zusammengebogen; das eine Ende der gestreckten Schleife den beiden Enden der U-förmigen benachbart«. An jedem Kern unsrer Fig. 16 finden wir links das isolierte Ende der gestreckten Schleife; verfolgen wir ihren Verlauf, so gelangen wir zu ihrem andern Ende, das neben den beiden Enden der U-förmigen Schleife liegt. Nach diesen Merkmalen sind also die einander entsprechenden Chromosomen der beiden Kerne mit aller Sicherheit zu bestimmen. Und nun ist es wichtig zu beachten, wie verschieden sich die mittleren Schleifenabschnitte oben und unten präsentieren. Zum großen Teil rührt dies freilich daher, daß sich die Kerne nicht mehr völlig symmetrisch gegenüberstehen. Während an dem oberen Kern das isolierte linke und die drei rechten Schleifen-

enden annähernd in der gleichen optischen Ebene und im größten Durchschnitt der Kernvacuole liegen, befindet sich das linke Schleifenende des unteren Kerns erheblich tiefer als der größte optische Schnitt des Kernbläschens; die drei rechten Enden liegen entsprechend höher. Aber auch abgesehen davon ist der Verlauf der Chromosomen des oberen Kerns demjenigen der unteren nur in den gröberen Zügen vergleichbar. Wir können also auch später, wenn die Chromosomen wieder aus dem Ruhezustand herauskommen, keine größere Übereinstimmung erwarten, als sie hier besteht.

Wir gelangen nun zu einem der wichtigsten Punkte, zu der Frage nach der Bedeutung der Kernfortsätze. Ich habe zuerst 1887 (8) kurz dargelegt, daß diese für die Blastomerenkerne von *Ascaris* so charakteristischen Bildungen ihre Entstehung den Schleifenenden verdanken. Zu dem gleichen Resultat kamen fast gleichzeitig van Beneden und Neyt (4). Eingehend habe ich sodann diese Verhältnisse 1888 (9) erörtert. Nichts ist leichter zu konstatieren und tritt ja auch wieder an den besprochenen Figuren hervor, als daß die als linsenförmiges Bläschen auftretende Kernvacuole für gewöhnlich die Schleifenenden nicht mit umgreift; vielmehr bilden diese ihre besonderen Kernmembranen aus, wobei es dahingestellt bleiben mag, ob, wie ich es früher beschrieben habe, sich im Umkreis des Chromatinfadens Flüssigkeit ansammelt, gegen die sich das Protoplasma allmählich mit einer Membran abgrenzt; oder ob, wie Bonnevie, im Anschluß an van Beneden und Neyt, wahrscheinlich gemacht hat, die achromatische Substanz des Chromosomas aufquillt und so die Oberfläche des Chromosomas direkt zur Oberfläche des Blindsackes wird. Mir ist es sehr wahrscheinlich, daß auch dieser Vorgang variabel ist und hier so, dort anders verläuft. Das schließliche Resultat ist jedenfalls überall gleich: der fertige Kern besitzt Blindsäcke, deren Membranen mit der Membran der Hauptvacuole ein Kontinuum bilden.

Was nun die Zahl dieser Fortsätze anlangt, so ist sie variabel, aber nicht etwa in gesetzloser Weise. Da die Tochterplatte bei *bivalens* acht, bei *univalens* vier Schleifenenden besitzt, wären dort acht, hier vier Kernfortsätze zu erwarten; und solche Fälle, die man als die typischen bezeichnen kann, kommen auch in der Tat vor. Ich habe früher für *bivalens* Kerne mit acht Fortsätzen beschrieben; ein solcher Kern ist, wenn auch nicht vollkommen deutlich, in meiner Arbeit von 1888 (9) in Fig. 74 (Taf. IV) zu sehen. Auch K. Bonnevie hat *bivalens*-Kerne mit acht deutlichen Fortsätzen be-

obachtet. Kerne von *univalens* mit vier aufs beste ausgeprägten Blindsäcken finden sich z. B. bei Herla (24, Pl. XVI, Fig. 27). Doch sind diese Fälle, bei denen die Zahl der Aussackungen genau der Zahl der Chromosomenenden entspricht, wenigstens bei *bivalens*, keineswegs häufig; gewöhnlich ist die Zahl der Fortsätze kleiner, ja sie können völlig fehlen.

Die Gründe für diese Verschiedenheiten liegen in Folgendem. Die Kernenden verhalten sich bei der Bildung ihrer Blindsäcke genau so wie die ganzen Chromosomen bei der Bildung ganzer Kerne. Wir wissen, daß wenn die Chromosomen einer Tochterplatte nahe beisammenliegen, sie ein gemeinschaftliches Bläschen bilden; liegen sie weiter voneinander entfernt, so bildet jedes Chromosoma für sich ein eignes Bläschen. Der letztere Fall ist z. B. typisch für die Blastomeren der Seeigel. Allerdings kommen hier diese Partialkerne alsbald miteinander in Berührung und verschmelzen zu einer einzigen Vacuole. In andern Fällen können sie aber dauernd selbständig bleiben; solche Zustände habe ich (9) für *Ascaris*-Eier beschrieben und l. c. in Fig. 45—47, Taf. III abgebildet. Die verschiedenen Erfahrungen auf diesem Gebiet führen zu der Vorstellung, daß eine nachträgliche Verschmelzung der primär gebildeten Bläschen nur bis zu einem gewissen Alter möglich ist; hat die Kernmembran einmal ihre volle Ausbildung erlangt, so tritt eine Verschmelzung nicht mehr ein. So ist es auch offenbar zu erklären, daß in vielen Eiern, z. B. bei *Ascaris*, die beiden Vorkerne gewöhnlich nicht verschmelzen, obgleich sie sich berühren; sie haben eben diesen Kontakt erst erlangt, nachdem die Stärke der Membran ein Zusammenfließen nicht mehr erlaubte.

Übertragen wir diese Ergebnisse auf die Kernfortsätze, so ergibt sich das sehr einfache Resultat: liegen die einzelnen Kernenden zur Zeit der Kernrekonstruktion weit voneinander entfernt, so bildet jedes seinen eignen Blindsack; liegen zwei oder drei oder vier Kernenden nahe zusammen, so bilden sie einen gemeinsamen Blindsack. Dazwischen mag es Übergänge geben, wo die Vacuolen um zwei ziemlich naheliegende Enden zunächst selbständig entstehen, dann aber, ehe ihre Membranen widerstandsfähig geworden sind, in Berührung kommen und verschmelzen.

Zur Illustration des Gesagten ist das Material unseres Wurmes A vorzüglich geeignet. Wenn wir die sieben hier unterschiedenen Gruppierungstypen betrachten, so können wir voraussagen, wie viele Kernfortsätze ein jeder ergeben muß (vgl. S. 184). Beim Typus 1

müssen vier Fortsätze entstehen; beim Typus 2 drei Fortsätze, einer mit zwei Enden, die beiden andern mit je einem; einen ganz ähnlichen Kern wird Typus 4 ergeben. Typus 3 und Typus 6 müssen Kerne liefern mit zwei opponierten Blindsäcken, deren jeder zwei Schleifenenden birgt. Auch Typus 5 wird Kerne mit zwei Fortsätzen ergeben, von denen aber der eine drei, der andre ein Ende umschließt. Endlich aus dem Typus 7 müssen sich Kerne ableiten, die nur einen einzigen Blindsack besitzen.

Die Untersuchung der Eier des Wurms A bestätigt diese Forderungen in der vollkommensten Weise. Vor allem zeigt sich, daß nicht nur alle im vorstehenden aufgeführten Kernformen wirklich vorkommen, sondern daß sie auch ungefähr in dem nämlichen Mengenverhältnis auftreten, das oben für die verschiedenen Typen der Äquatoriaplatten des Eies konstatiert worden ist. Blastomerenkerne mit vier Fortsätzen, wie solche in jenem Material sehr häufig waren, das mir zu meiner Arbeit über die Embryonalentwicklung von *Ascaris* gedient hat, finden sich bei dem Wurm A nur äußerst selten; darum eben, weil Äquatorialplatten und also auch Tochterplatten mit vier weit von einander entfernten Chromosomenenden sehr selten sind. Ungemein häufig dagegen sind die Fälle, wo jeder Blastomerenkern zwei ungefähr opponierte, gleich starke Fortsätze besitzt; ganz im Einklang mit der großen Häufigkeit des Typus 6. Von den Tochtergruppen der Fig. 14 läßt sich voraussagen, daß sie solche Kerne mit zwei »zweiwertigen« Fortsätzen bilden werden; in Fig. 15 ist dies schon ganz unverkennbar, obgleich die Schleifenenden noch frei im Protoplasma liegen. An diesem Keim läßt sich auch leicht demonstrieren, warum die korrespondierenden Fortsätze der beiden Schwesterkerne nicht immer völlig gleich ausfallen. Infolge der oben besprochenen Eigenbewegungen der Tochterchromosomen ereignet es sich nicht selten, daß beim Auftreten der Kernvacuole die Enden des einen Kerns weiter herausragen als ihre Antagonisten im andern Kern. Dementsprechend müssen auch die Blindsäcke verschieden groß werden. Dies zeigt sich z. B. in den ausgewachsenen Kernen der Fig. 21 (Taf. IX), welche dem gleichen Typus angehören und in denen sich in jedem Fortsatz die beiden Enden noch aufs deutlichste erkennen lassen. Im linken Kern sind beide Blindsäcke sehr wohl entwickelt und deutlich von dem Hauptraum abgesetzt, im rechten ist besonders der obere Blindsack nur schwach ausgeprägt.

Die Kerne der oben eingehend betrachteten Fig. 16 (Taf. VIII) werden, wie ja zum Teil schon erkennbar, auch zwei Fortsätze er-

halten, aber zum Unterschied von den bisher betrachteten einen einwertigen und einen dreiwertigen. Entsprechend der beträchtlichen Häufigkeit des Typus 5 sind ruhende Kerne dieser Art oft anzutreffen (Fig. 23, Taf. IX), ebenso solche mit einem zweiwertigen und zwei einwertigen Fortsätzen, die sich aus dem gleichfalls ziemlich häufigen Typus 4 ableiten lassen.

Ich glaube nicht, daß es nötig ist, das Gesagte durch weitere Figuren zu erläutern, umsoweniger, als uns alle diese Kernformen in Stadien, wo die neuen Schleifen bereits erkennbar sind, wieder begegnen werden.

Nur über die Kerne, die eine einzige Aussackung oder gar keine besitzen, ist noch einiges zu sagen. Sie müssen dann entstehen, wenn alle vier Schleifenenden der Tochterplatte bei der Kernrekonstruktion sehr nahe nebeneinanderliegen. Typus 7 muß dazu führen, und zwei eben gebildete Tochterkerne dieses Typus haben wir in Fig. 17 (Taf. VIII) vor uns, sehr wohl charakterisiert durch die vier an der einen Seite zusammengedrängten Schleifenenden, die alle von einem einzigen Blindsack umschlossen werden. Es scheint mir aber, daß Kerne mit nur einer Aussackung in unserm Material auch noch in andrer Weise entstehen können. Ich habe oben schon darauf hingewiesen, daß in diesen Eiern häufig während der Metaphasen alle Schleifenenden einer Tochtergruppe gegen die Spindelachse zusammengedrängt werden. Fig. 10 u. 11 illustrieren diesen Zustand. Ich habe dieses Verhalten zu oft gesehen, um annehmen zu können, daß es nur aus der so selten gefundenen Äquatorialplatte des Typus 7 hervorgehen kann. Vielmehr scheint mir die Annahme nicht zu umgehen, daß diese kompakten Figuren bei allen Schleifengruppierungen eintreten können, daß sich aber in der Regel später die zusammengedrängten Enden wieder auf die der bestimmten Gruppierung entsprechenden Abstände voneinander entfernen. Man kann sich leicht vorstellen, daß fadenartige Gebilde von gewisser Konsistenz, während sie ziemlich rasch durch eine zähflüssige Substanz hindurchgezogen werden, ihre nicht direkt angegriffenen Enden in der Art, wie Fig. 10 es zeigt, abbiegen, um beim Aufhören der Bewegung wieder in eine mehr lockere Anordnung überzugehen[1]. Allem Anschein nach kann es aber auch vorkommen, daß die in der Metaphase eingetretene

[1] Um festzustellen, ob die verschiedene Raschheit des Teilungsverlaufes auf diese Verhältnisse von Einfluß ist, habe ich *Ascaris*-Eier des gleichen Uterus bei sehr verschiedenen Temperaturen (15° und 38°) sich teilen lassen. Die Teilungsfiguren zeigten jedoch nicht die erwartete Verschiedenheit.

enge Zusammenlagerung aller vier Schleifenenden nicht mehr rückgängig gemacht wird. Dann werden sie alle vier von einem einheitlichen weiten Blindsack umschlossen. Ein frühes Stadium dieses Zustands ist in Fig. 18 gezeichnet. Ähnlich wie in Fig. 17 sind alle vier Schleifenenden dicht benachbart, aber nicht, wie dort einseitig, sondern im Umkreis der Spindelachse. Sie werden ohne Zweifel gemeinsam einen einzigen Kernfortsatz bilden, obgleich, nach der ganzen Gruppierung zu schließen, die Schleifenanordnung der Äquatorialplatte nicht dem Typus 7, sondern dem Typus 4 angehörte, bei welchem in der Regel drei Fortsätze auftreten, zwei einwertige und ein zweiwertiger.

Etwas weiter entwickelte Schwesterkerne mit je einem vierwertigen Fortsatz sind in Fig. 19 dargestellt. Es sind nur die Kerne abgebildet, da bei einer und derselben Stellung des ganzen Keimes nicht beide Kerne die gleiche Ansicht darboten, ein Umstand, auf den ich im nächsten Abschnitt zurückkomme. Für diese Kerne halte ich es für möglich, daß sie aus dem Gruppierungstypus 7 herzuleiten sind. Wie es an ihnen zu sehen ist, so findet man auch an den entsprechenden späteren Stadien den vierwertigen Fortsatz gewöhnlich nicht scharf von der Hauptvacuole abgesetzt; der ganze Kern besitzt eine Birnform. In wieder andern Fällen dieser Art ist eine besondere Aussackung für die Enden überhaupt nicht vorhanden, die Kernmembran ist an allen Stellen konvex gerundet. Aber in einem Punkt sind auch diese fortsatzlosen Kerne noch charakteristisch; sie sind nämlich stets in der Achsenrichtung verlängert, wogegen die Kerne, bei denen die Schleifenenden in besonderen Aussackungen liegen, stets in der Richtung ihrer Achse verkürzt sind, eine Differenz, die ja nach der ganzen Genese des Kerns leicht zu verstehen ist.

Es ist nach all dem Gesagten klar, daß sehr geringe Distanzunterschiede darüber entscheiden können, ob zwei Schleifenenden einen gemeinsamen Blindsack bilden oder jedes einen für sich allein. Und so ist es leicht erklärlich, daß man, bei unserm Wurm A allerdings selten, bei manchen andern Individuen aber häufig, Schwesterkerne findet, die in der Zahl ihrer Fortsätze nicht übereinstimmen. Dies gilt besonders für die Varietät *bivalens*, wo die acht Schleifenenden viel gedrängter liegen und somit viel leichter der Fall eintreten wird, daß zwei Enden bei der Rekonstruktion des Kerns so nahe benachbart sind, daß sie von einem gemeinsamen Blindsack umschlossen werden. Es deuten also diese Verschiedenheiten keineswegs

darauf hin, daß die Kernfortsätze Bildungen sind, die während der Existenz des Ruhekerns auftreten oder verschwinden können; vielmehr dürfen wir mit Bestimmtheit sagen: so viele Kernfortsätze nach voller Ausbildung der Kernmembran vorhanden sind, so viele erhalten sich an genau gleicher Stelle bis zur Kernauflösung; es kommt keiner weg und keiner dazu. Sind Schwesterkerne in der Zahl ihrer Fortsätze verschieden, so rührt dies ausschließlich daher, daß schon vor der Kernbildung die Stellung der Schleifenenden in den beiden Tochtergruppen eine verschiedene war.

Dies mag noch an ein paar Beispielen näher erläutert sein. In Fig. 9 (Taf. VIII) ist ein Ei in Durchschnürung abgebildet. Die Tochterchromosomen stehen sich im ganzen symmetrisch gegenüber. Doch sieht man rechts, daß die beiden unteren Schleifenenden dicht aneinandergepreßt sind, wogegen ihre oberen Antagonisten weit voneinander abstehen, und zwar ist die Entfernung noch größer, als dies in der Figur zum Ausdruck kommt. Aller Voraussicht nach wird aus der unteren Gruppe ein Kern mit zwei, aus der oberen ein solcher mit drei Blindsäcken entstehen.

Zwei fertige Kerne, von denen der eine einen Fortsatz mehr hat als der andre, sind in Fig. 22 (Taf. IX) wiedergegeben. Betrachten wir zuerst den rechten Kern, so sind hier zwei Fortsätze vorhanden, ein sehr dicker, der drei Enden enthält, und ein ganz dünner mit nur einem Ende. Der linke Kern zeigt nur einen Fortsatz, in dem drei Enden unterscheidbar sind. Dieser Fortsatz entspricht also dem rechten dreiwertigen. Nahe an seiner Wurzel bemerkt man, der Kernmembran entlang verlaufend, das vierte Schleifenende, nach oben zu in das unanalysierbare Gerüstwerk übergehend. Wir sehen es diesen beiden Kernen noch ganz gut an, worin sie bei ihrer Bildung differierten. Während in der unteren Chromosomengruppe alle vier Enden nahe zusammenlagen, wie etwa in Fig. 18 (Taf. VIII), hat sich in der oberen Gruppe ein Ende von den übrigen freigemacht, wie wir etwas ganz Ähnliches in der Fig. 9 angetroffen haben. Man braucht sich in dem linken Kern das vierte Ende nur an seiner Wurzel herausgebogen zu denken, um zu einem dem rechten Kern genau entsprechenden Typus zu gelangen.

Halten sich hier und überhaupt bei dem Wurm A die beobachteten Verschiedenheiten in Grenzen, welche zumeist erlauben, die Konfiguration des einen Kerns auf die des andern zurückzuführen, so ist dies bei einem andern Wurm aus dem gleichen Pferd — wir wollen ihn B nennen — häufig nicht der Fall. Aber man braucht nur

die früheren Stadien zu berücksichtigen, um alsbald die Ursache für diese auffallende Erscheinung zu erkennen. In ganz ungewöhnlicher Weise nämlich zeigen sich in den Eiern dieses Wurms an den frei im Protoplasma liegenden Tochterchromosomen sehr ausgiebige Gestalts- und Lageveränderungen, welche, da sie in den beiden Gruppen nicht parallel gehen, die durch den Teilungsmechanismus bewirkte Symmetrie der beiden Chromosomengruppen stark beeinträchtigen, ja unter Umständen ganz verwischen. In Fig. 12 u. 13 (Taf. VIII) sind Beispiele hierfür gegeben. Mit Sicherheit darf man von der letzteren Figur sagen, daß aus den hier zu konstatierenden Gruppierungen Schwesterkerne hervorgehen würden, die kaum eine Ähnlichkeit hätten, und von denen sich, besonders wenn noch die so häufig eintretende Lageveränderung der ganzen Kerne hinzukommt (vgl. den nächsten Abschnitt), nicht angeben ließe, wie ihre Fortsätze aufeinander zu beziehen sind.

Aus allem, was wir im vorstehenden über die Kernfortsätze erfahren haben, ergibt sich folgendes Resultat. Zahl und Anordnung der Fortsätze sind ausschließlich bedingt durch die Lage, welche die Schleifenenden der Tochterchromosomen zur Zeit der Kernbildung einnehmen. Diese Lage der Tochterchromosomen ist abhängig von zwei Umständen: erstens und vor allem von der Chromosomenstellung in der Äquatorialplatte des Eies, zweitens von Lage- und Gestaltsveränderungen, welche diese Elemente vor der Kernbildung erfahren. In Fällen, wo fast ausschließlich das erste Moment eine Rolle spielt (Wurm A), sind die Verhältnisse sehr leicht zu durchschauen. Da der mitotische Prozeß zu einer symmetrischen Anordnung der Tochterschleifen führt, stimmen auch die aus ihnen entstehenden Kerne in Zahl und Lage ihrer Fortsätze spiegelbildlich miteinander überein. Die Variationen aber, die von einem Keim zum andern bestehen, entsprechen nicht nur im allgemeinen, sondern auch prozentisch den verschiedenen Schleifenstellungen, die in den Äquatorialplatten der Eier des gleichen Tieres zur Beobachtung kommen.

Ändern die Tochterschleifen vor der Kernbildung ihre Lage und Form, so können Kerne entstehen, die in der Ausbildung ihrer Fortsätze gar keine Ähnlichkeit miteinander haben (Wurm B).

Alle Tatsachen zusammen lassen keinen Zweifel, daß die Kernfortsätze Bildungen sind, denen nicht die geringste funktionelle Bedeutung zukommt. Ein Blastomerenkern ohne jede Aussackung entwickelt sich ebenso normal weiter wie einer, der drei oder vier besitzt.

III. Lageveränderungen der Blastomerenkerne.

Eine Erscheinung, die bei Untersuchung unsrer Frage den flüchtigen Beobachter irreführen kann, ist die, daß die beiden Kerne, die sich ihrer Entstehung nach symmetrisch gegenüberstehen sollten und in manchen Fällen diese Stellung auch wirklich beibehalten, in vielen Eiern ihre Lage ändern, so daß sie sowohl in der Achse der vorausgehenden Teilungsfigur als auch in jeder andern Richtung sich drehen können. So kann es kommen, daß z. B. die ursprünglich der Schwesterzelle zugekehrte Seite nun gerade entgegengesetzt gerichtet ist. Wenn ich diese Veränderungen als Drehungen des Kerns innerhalb seiner Zelle bezeichne, so ist dabei vorausgesetzt, daß die beiden Blastomeren ihrerseits diejenige gegenseitige Stellung bewahren, in der sie sich voneinander abgeschnürt haben. Es ist jedoch denkbar, daß die ganzen Zellen sich gegen einander verschieben, und dies würde, auch bei fixierter Lage der Kerne, den gleichen Effekt haben, wie wenn sich die Kerne im Plasma drehen. Verschiedene Umstände, auf die ich hier nicht eingehe, scheinen mir für die erstgenannte Alternative: Kerndrehung innerhalb der Zelle, zu sprechen.

Die Neigung zu solchen Drehungen ist bei verschiedenen Würmern sehr verschieden. Sehr beträchtliche Drehungen hat zuerst Nussbaum (27) eingehend beschrieben; damit völlig übereinstimmende Beobachtungen hat neuerdings zur Strassen (35) mitgeteilt. Auf diese beiden Autoren sei daher verwiesen. Auch in meinem neuen Material sind solche Drehungen, und zwar der verschiedensten Art und des verschiedensten Grades ungemein häufig. Als ein Beispiel mäßiger Drehung sei Fig. 21 (Taf. IX) angeführt, wo der rechte Kern die ursprüngliche Orientierung zur Berührungsfläche der beiden Zellen beibehalten hat, wogegen in der linken Zelle eine Drehung erfolgt ist, so daß die beiden Kernfortsätze, die gegen diejenigen des andern Kerns gerichtet sein sollten, etwas schief gegen den Beschauer gekehrt sind. Da in diesem Falle jeder Kern zwei zweiwertige Fortsätze besitzt, ist es nicht möglich zu sagen, welcher Fortsatz des einen Kerns einem bestimmten des andern entspricht. Zwar wird man geneigt sein, den unteren links mit dem unteren rechts als zusammengehörig zu betrachten, und ebenso die oberen. Allein es ist nicht auszuschließen, daß der eine Kern eine Achsendrehung um etwa 180° erfahren hat. Daß so starke Drehungen vorkommen können, lehrt Fig. 20 (Taf. IX). Auch hier wäre man gewiß eher

geneigt, die beiden oberen Fortsätze miteinander zu homologisieren, und desgleichen die beiden unteren, wenn nicht ein zwischen zwei Fortsätzen ausgespannter Faden anzeigen würde, daß sie umgekehrt aufeinander zu beziehen sind. Einen Fall, wo der eine Kern sich so vollkommen umgedreht hat, daß die Kernfortsätze, die eigentlich nach dem Äquator gerichtet sein sollten, die entgegengesetzte Stellung einnehmen, gibt Fig. 23 (Taf. IX) wieder.

Die durch unkontrollierbare Kernverlagerungen bedingte Schwierigkeit, die ruhenden Blastomerenkerne richtig aufeinander zu beziehen, macht sich übrigens nicht bei allen Gruppierungstypen geltend. Beim Typus 5, der zu Schwesterkernen führt, die einen dreiwertigen und einen einwertigen Fortsatz besitzen, wie in der eben genannten Fig. 23, sind die einander entsprechenden Aussackungen bei jeder beliebigen Verlagerung zu erkennen; und das gleiche gilt für die aus Typus 2 und 4 sich ableitenden Ruhekerne mit einem zweiwertigen und zwei einwertigen Fortsäzen. Da aus der Art, wie die Fortsätze aus der Hauptvacuole entspringen, stets die »Polseite« des Kerns erkannt werden kann, braucht man die Kerne nur symmetrisch zu orientieren, um zu wissen, welcher einwertige Fortsatz des einen Kerns mit einem bestimmten einwertigen des andern Kerns korrespondiert.

IV. Die Chromosomenanordnung in den Blastomerenkernen bei der Vorbereitung zur nächsten Teilung.

Nachdem im ruhenden Kern jede Spur des Schleifenverlaufs geschwunden ist und nur jene Stellen, welche den Schleifenenden entsprechen, durch dichtere Häufung stärker färbbarer Substanz kenntlich sind, treten bei der Vorbereitung zur neuen Teilung die Chromosomen, sobald sie als kompakte Fäden verfolgbar sind, ungefähr wieder in der gleichen Anordnung hervor, welche die Tochterchromosomen in den jungen Kernen gezeigt hatten. Dies habe ich ja schon vor 21 Jahren eingehend dargestellt. In den Kernfortsätzen, falls solche vorhanden sind, bilden sich die Schleifenenden aus, und zwar ohne Zweifel genau so viele, als bei der Entstehung des Fortsatzes in einen jeden eingegangen waren. Aber auch die mittleren Bezirke der Schleifen bieten einen Verlauf dar, der an die Bilder vor der Kernrekonstruktion aufs lebhafteste erinnert. Man vergleiche den jungen Kern in der oberen Blastomere der Fig. 15 (Taf. VIII) mit

dem zur nächsten Teilung sich anschickenden Kern der Fig. 49 (Taf. XI). Die Schleifen im letzteren sind bedeutend länger, sie zeigen dementsprechend viel stärkere Knickungen; aber der Gesamtverlauf ist sehr ähnlich.

Die Fragen, die sich nun erheben, sind folgende: 1. ist die Gruppierung der neuen Mutterschleifen in den beiden Schwesterkernen die gleiche; 2. wenn dies bejaht werden kann, bietet diese Gruppierung die gleichen Typen dar, die wir oben für die Äquatorialplatten der Eier und damit auch für die in den Ruhekern übergehenden Tochtergruppen konstatiert haben; 3. wenn dies zutrifft, erscheinen diese Gruppierungstypen nach der Kernruhe im gleichen Prozentsatz wie vorher?

Die Antwort lautet in jeder Hinsicht bejahend. Es sei dies zunächst an der Hand der Fig. 1—7 (Taf. VII) erläutert. In jeder dieser Figuren zeigt *a* die Äquatorialplatte eines Eies; die sieben Platten repräsentieren die im Abschnitt I unterschiedenen Gruppierungstypen. Die Figuren *b* und *c* geben die Kerne zweier Schwesterblastomeren in Vorbereitung zur Teilung wieder. Zu jedem Typus von Äquatorialplatte sehen wir in den daneben gestellten Blastomerenkernen das entsprechende Prophasenstadium, in den beiden Kernen immer prinzipiell gleich. Daß die Übereinstimmung mit den Äquatorialplatten nicht überall auf den ersten Blick deutlich ist, rührt vor allem daher, daß bei der Äquatorialplatte alle Abschnitte der Schleife sich in einer Ebene befinden, wogegen bei den damit zu vergleichenden Blastomerenkernen die Schleifenenden abgebogen sind und bei polarer Ansicht, in der alle diese Kerne gezeichnet sind, in bedeutender Verkürzung erscheinen. Dies war ja auch schon bei den Tochtergruppen der Fall, ja diese ließen, wie ein Blick auf Fig. 14b lehrt, den Typus ihrer Äquatorialplatte wegen der engen Lagerung der beiden Schleifen sogar weniger deutlich hervortreten als die uns jetzt beschäftigenden Stadien.

Bei etwas genauerer Betrachtung sind hier unsre sieben Typen leicht wiederzuerkennen, und ebenso leicht überzeugt man sich von der Übereinstimmung der Schleifenanordnung in den beiden Schwesterkernen. Diese zwischen jedem Kernpaar bestehende Gruppierungsgleichheit tritt besonders dann äußerst frappant hervor, wenn man die sieben Kernpaare untereinander vergleicht und beachtet, welche verschiedenen Anblicke die Kerne verschiedener Keime darbieten können.

In einigen Fällen ist die Symmetrie der Schwesterkerne erstaunlich, so besonders in Fig. 5*b* und *c*; in andern zeigen sich leichte

Differenzen. So sind bei Fig. 1 die beiden oberen Schleifenenden im Kern *b* einander erheblich näher als im Kern *c*; bei Fig. 3 laufen im Kern *b* die beiden Schleifen beiderseits zusammen, wogegen sie im Kern *c* oben divergieren. Diese kleinen Ungleichheiten sind jedoch nicht imstande, die grundsätzliche Übereinstimmung zu verwischen; sie sind nicht größer als die Abweichungen, die oben zwischen den beiden Tochtergruppen vor der Kernbildung zu konstatieren waren.

Das ist also genau das gleiche, was ich früher unter den schwierigeren Verhältnissen der Varietät *bivalens* hatte nachweisen können: 1. prinzipielle Identität der Schleifengruppierung in den zur Teilung schreitenden Schwesterkernen, 2. prinzipielle Übereinstimmung dieser Gruppierungen mit den in den Äquatorialplatten der Eier nachweisbaren Anordnungstypen.

Was aber damals nur an einigen besonders günstigen Objekten konstatierbar war, dies läßt sich an meinem neuen Material, man darf wohl sagen, beliebig oft feststellen. Ich habe eine nicht geringe Zahl von Kernpaaren genau durch Zeichnung analysiert und mich an vielen andern, die leicht zu durchschauen waren, ohne Zeichnung von der Art ihrer Schleifengruppierung überzeugt. Immer mit dem nämlichen Ergebnis. Fast könnte es überflüssig scheinen, dies noch durch weitere Abbildungen zu belegen; angesichts der Einwände von Fick mögen noch einige weitere mitgeteilt sein.

Ich beginne mit Fig. 28*a* (Taf. IX), welche zwei Schwesterblastomeren in situ darstellt. Betrachtet man die beiden Kerne, so sind die Bilder, die sie darbieten, recht verschieden, und oberflächliche Betrachtung könnte dazu führen, ihnen eine wesentlich verschiedene Schleifenanordnung zuzuschreiben. In *b* ist der Kern der linken Blastomere gezeichnet, nachdem das Objekt solange gedreht worden war, bis der Kern sich in derjenigen Ansicht darbot, welche der des rechten Kerns in *a* entspricht. Die Übereinstimmung läßt nun nichts mehr zu wünschen übrig. Ebenso verschiedenartig präsentieren sich die beiden Kerne in Fig. 25. Nach Drehung des Eies, der Art, daß die beiden Blastomeren übereinanderlagen, ergab der linke Kern ein Bild, das dem, welches der rechte in der Figur darbietet, ungemein ähnlich war. Da die in dieser Stellung angefertigte Zeichnung durch einen Zufall verlorenging, mag es dem Leser überlassen bleiben, sich aus der gegebenen Ansicht die andre zu konstruieren [1]).

---

[1]) Bei den Zeichnungen solcher Kernbilder wäre das Ideal, daß alle im gleichen optischen Schnitt gelegenen Schleifenabschnitte genau den gleichen

Die Erscheinung, der wir hier begegnen, ist oben im Abschnitt III besprochen worden, es ist die Drehbarkeit der Blastomerenkerne. Nur sehr selten präsentieren sich bei einer und derselben Stellung des Objekts die beiden Blastomerenkerne so, wie es ihrer Symmetrie gemäß ist. Einer dieser seltenen Fälle ist in Fig. 24 (Taf. IX) abgebildet. Zwar haben sich auch hier beide Kerne gedreht, aber beide so symmetrisch, daß sie immer noch die einander entsprechenden Seiten dem Beschauer zuwenden und sich selbst ungefähr symmetrisch gegenüberstehen.

In fast allen übrigen von mir untersuchten Keimen war es, um die Kerne in der gleichen Orientierung wiedergeben zu können, notwendig, den einen bei dieser, den andern bei einer andern Stellung des Keimes zu zeichnen. Dies gilt für Fig. 1—8 (Taf. VII) und ebenso für Fig. 29—38 (Taf. X), weshalb in allen diesen Fällen nur die Kerne gezeichnet werden konnten.

Eine weitere Erläuterung zu diesen Bildern dürfte überflüssig sein; es sei nur noch bemerkt, daß die Kernpaare der Fig. 34—38 in polarer, diejenigen der Fig. 29—33 in einer seitlichen Ansicht gezeichnet sind.

Wir kommen nun noch zu einem sehr wichtigen Punkt. Ich habe im Abschnitt I hervorgehoben, daß die sieben im Ei zu beobachtenden Typen von Äquatorialplatten bei dem Wurm A in sehr verschiedener Häufigkeit vorkommen. Genau das Gleiche zeigt sich jetzt für die entsprechenden Gruppierungen der Chromosomen in den zur Teilung schreitenden Blastomerenkernen Typus 6 [Fig. 6, 8 (Taf. VII), 25 (Taf. IX), 33 (Taf. X), 48 (Taf. XI)] begegnet dem Beobachter bei Durchmusterung der Präparate hier wie dort auf Schritt und Tritt. Dann folgen, in der Häufigkeit wieder ganz gleichmäßig auf beiden Stadien, Typus 4 [Fig. 4 (Taf. VII), 32, 34, 35 und 38 (Taf. X) und 5 (Fig. 5 (Taf. VII), 24 (Taf. IX), 29, 37 (Taf. X)]. Von Typus 1 habe ich in den Blastomeren außer dem in Fig. 1 (Taf. VII) dargestellten Fall nur noch einen gesehen, entsprechend der Seltenheit dieses Typus im Ei. Der im Ei gleichfalls seltene Typus 2 ist

---

Ton erhalten, die obersten den dunkelsten, die untersten den hellsten. Die Tiefenausdehnung, mit der wir es hier zu tun haben, ist jedoch oft so groß, daß die verfügbare Skala bei weitem nicht ausreicht. Die verschiedene Tönung in der Zeichnung kann daher nur annähernd die relative Höhe verschiedener Schleifenabschnitte ausdrücken; und auch hiervon geht in der Lithographie noch manches verloren.

mir in den Blastomerenkernen dreimal begegnet (Fig. 2). Der im Ei nur einmal konstatierte Typus 3 ist auch in den Blastomeren nur einmal (Fig. 3) zur Beobachtung gelangt, auch hier nur in dem einen der beiden Kerne rein.

Mit einigen Worten haben wir schließlich der Kerne ohne Fortsätze oder mit nur einer einzigen sehr großen Aussackung zu gedenken. In den Prophasen solcher Kerne laufen, wie zu erwarten, alle vier Schleifenenden in der Ausbuchtung (Fig. 26, Taf. IX) oder, wo eine solche fehlt, wenigstens an dem einen Pol des längsellipsoiden Kerns zusammen (Fig. 27). Derartige Anordnungen sind in den Blastomerenkernen nicht selten, wogegen ich korrespondierende Äquatorialplatten (Typus 7) nur ganz vereinzelt gefunden habe. Wie aber schon im Abschnitt II, S. 192 auseinandergesetzt worden ist, kann es kaum einem Zweifel unterliegen, daß die in Rede stehenden Kerne aus allen Typen von Äquatorialplatten sich ableiten können, dann nämlich, wenn die während der Metaphasen dicht um die Spindelachse zusammengedrängten Schleifenenden in dieser Position in den Ruhezustand übergehen (Fig. 18, Taf. VIII). So ist also diese Ausnahme nur eine scheinbare.

V. Diskussion der Beobachtungen.

Nachdem feststeht, daß die Kernfortsätze ihre Entstehung den Schleifenenden verdanken und daß sie dauernde, bis zur Kernauflösung sich an der gleichen Stelle erhaltende Bildungen sind, können wir zunächst den Satz aufstellen: an der Stelle, wo ein Schleifenende in den Ruhezustand übergegangen ist, da kommt auch wieder ein solches zum Vorschein. In Fällen, wo — bei der Varietät *univalens* — vier Fortsätze vorhanden sind, wird man noch präziser sagen dürfen: was aus einem Schleifenende im Ruhekern entstanden ist, das wird auch wieder zu einem solchen; womit natürlich nicht gemeint sein kann, daß jedes Atom, das dem Ende früher zugehörte, nun wieder mit hineingelangen muß, und daß nicht auch vorher anderswo gelegene Teile durch Assimilation aufgenommen seien. Aber jedenfalls wäre es eine durch nichts motivierte Vorstellung, wenn man annehmen wollte, daß etwa durch Bewegung innerhalb des Ruhekerns nun gerade andre Teile der früheren Chromosomen sich zu einem neuen Ende zusammenfinden sollten, als die früher an ihm beteiligt waren. Und diese Vorstellung hätte um so weniger

Berechtigung, als bei vielen *Ascaris*-Weibchen durch die ganze Kernruhe hindurch die Stellen der Schleifenenden durch stärkere und intensiver färbbare Gerüstbezirke kenntlich sind.

Bei dieser Frage sind auch die Kerne ohne Fortsätze von Wichtigkeit. Bei einem Kern mit vier Fortsätzen könnte man diese Aussackungen gerade als Stätten betrachten, welche ihrem Inhalt bei der Bildung der neuen Schleifen die Eigenschaft von »Enden« verleihen, gleichviel aus welchen Teilen der früheren Schleifen sich dieser Inhalt zusammensetzt. Wo keine Fortsätze vorhanden sind, würden dann diese Prädilektionsstellen fehlen, und man müßte, wenn hier überhaupt direkt freie Enden entstehen können, erwarten, daß sie an ganz beliebigen Stellen auftreten. Die Art, wie sie in diesen gerundeten Kernen tatsächlich zum Vorschein kommen: in beiden Kernen in gleicher Weise an dem einen Kernpol zusammengedrängt, also da, wo sie vor der Gerüstbildung zu finden waren, diese Tatsache läßt, im Zusammenhang mit den andern Befunden, keine Wahl als die, daß die neuen Enden aus demjenigen Material gebildet werden, aus dem die alten zusammengesetzt waren.

Lehren nun die Kerne mit einwertigen Fortsätzen, daß das darin enthaltene neue Ende genau einem bestimmten Ende der vorausgegangenen Tochtergruppen entspricht, so ist es das Nächstliegende, daß wenn aus einem zweiwertigen Fortsatz wieder zwei Schleifenenden herauskommen, auch jedes von diesen Enden mit einem bestimmten Ende der den Kern bildenden Chromosomen identisch ist.

Gehen wir nun auf die mittleren Teile der Chromosomen über, so scheinen mir die konstatierten Tatsachen unweigerlich zu dem Schluß zu führen: die mittleren Abschnitte verbinden stets die gleichen Enden, die vor der Rekonstruktion des Kerns verbunden waren. Diese Aussage erlauben ohne weiteres allerdings nicht sämtliche von uns unterschiedenen Gruppierungstypen, sondern nur vier von ihnen, nämlich

Typus 2

Typus 4

Typus 3

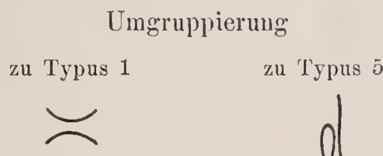
Typus 6


Bei zwei andern

Typus 1

Typus 5


ließe sich nämlich leicht eine Umgruppierung der Enden in dem *einen* der beiden Schwesterkerne denken, welche das Bild von dem des andern Kerns, der die alte Anordnung beibehalten haben soll, nicht auffallend verschieden machen würde. Dies zeigt die folgende Figur:



Bei den Typen 2, 4, 3 und 6 ist eine solche unkontrollierbare Umgruppierung der Enden *in dem einen Kern allein* unmöglich; denn durch eine solche würde Typus 2 in Typus 4 übergeführt, Typus 3 in Typus 6 und umgekehrt. Hier also läßt sich etwas Entscheidendes für unser Problem gewinnen. Wenn nämlich, wie ich es gefunden habe, *ausnahmslos* beide Kerne bei der Vorbereitung zur Teilung den gleichen Typus darbieten, also z. B. den Typus 4, obgleich nach der Beschaffenheit der Kernfortsätze ebensogut Typus 2 entstehen könnte, oder den Typus 6, obwohl die opponierten zweiwertigen Fortsätze, die diesem Typus zukommen, genau ebenso dem Typus 3 eigen sind, so kann diese stets konstatierte identische Gruppierung in den beiden Schwesterkernen unmöglich Zufall sein; vielmehr wird sich kaum ein andrer Schluß ziehen lassen als der: es ist in diesen Kernen eine Einrichtung vorhanden, welche dafür sorgt, daß stets die nämlichen Enden verbunden werden, die vorher zusammengehört hatten.

Und dieser Schluß wird bekräftigt durch die weitere Tatsache, daß von den zwei nach der Anordnung der Kernfortsätze gleich möglichen Schleifenanordnungen diejenige, die vor der Kernbildung die häufigere war, es auch jetzt ist. Dies ist deshalb von Bedeutung, weil der Skeptiker einwenden könnte, es sei denkbar, daß die Tendenz zur Umgruppierung der Enden, wenn sie in der einen Blastomere besteht, der andern in gleicher Weise zukäme, in welchem Fall die Umordnung natürlich gar nicht bemerkbar wäre. Die Feststellung der Häufigkeit der vertauschbaren Typen vermag diese Ausflucht zu beseitigen. Gerade die vier hier in Betracht kommenden Gruppierungen eignen sich durch ihre so äußerst verschiedene Häufigkeit vorzüglich zur Prüfung dieser Frage. Typus 6 ist in der Äquatorialplatte des Eies weitaus der häufigste, der nach dem

Aussehen des Ruhekerns mit ihm konkurrierende Typus 3 der seltenste. Und dem entsprechend werden, wie oben schon erwähnt, in den Prophasen in großer Überzahl Schleifenstellungen nach Typus 6 getroffen, während mir eine solche nach Typus 3 nur einmal vorgekommen ist, auch sie nicht in voller Reinheit.

Ganz ebenso verhält es sich mit den beiden andern während der Kernruhe nicht unterscheidbaren Typen 2 und 4. Typus 4 ist unter den Äquatorialplatten des Eies recht häufig, Typus 2 sehr selten; und das gleiche Häufigkeitsverhältnis zwischen beiden Gruppierungen besteht auf unserm Stadium. Angesichts dieser Tatsachen muß die ja von vornherein schon sehr unwahrscheinliche Annahme, daß Umgruppierungen, wo sie vorkommen, stets in beiden Kernen in der nämlichen Weise sich vollziehen und daher nicht erkennbar seien, als unhaltbar zurückgewiesen werden.

Kehren wir nun noch einmal zu den beiden Typen 1 und 5 zurück, für welche oben gezeigt worden ist, daß auch bei einer nur in dem einen Kern stattfindenden Neugruppierung der Enden das Aussehen der Kerne sehr ähnlich bliebe, so ist jetzt noch zu bemerken, daß selbst für diese Typen in der Regel das Nichteintreten eines solchen Ereignisses erwiesen werden kann, nämlich aus der Symmetrie der beiden Kerne. Dies gilt speziell für den Typus 5. Wohl wäre hier auch nach der im einen Kern erfolgten Umgruppierung das Bild des Schleifenverlaufs wesentlich das gleiche; aber, wenn wir die beiden Kerne in gleicher Ansicht, beide z. B. vom Pol gesehen, nebeneinanderstellen, so müßten die beiden Bilder nun nicht mehr symmetrisch sein, wie bei Erhaltung des ursprünglichen Zusammenhangs, sondern kongruent. Man betrachte daraufhin die in Fig. 5 und 37 abgebildeten Schwesterkerne des Typus 5. Sie und alle sonst von mir beobachteten Paare zeigen Symmetrie ihres Schleifenverlaufs und nicht Kongruenz.

Auch bei Typus 1 wird in den verschiedenen Abständen der einzelnen Blindsäcke voneinander manchmal ein Merkmal gegeben sein, um die einander entsprechenden Fortsätze erkennen und damit die Frage, ob Umgruppierungen im einen Kern allein stattgefunden haben können, entscheiden zu lassen. So glaube ich, daß die Frage für unsre Fig. 1 (Taf. VII) auf Grund der ganzen Kernform verneint werden darf. Hier jedoch hört die Sicherheit auf.

Allein, wenn alle diejenigen Fälle, welche eine Entscheidung zulassen, die Gruppierung in beiden Schwesterkernen so zeigen, wie es der Annahme einer Identität der Schleifen vor und nach dem

Ruhezustand gemäß ist, so wäre es sinnlos, nun gerade in den Fällen, die ihrer Natur nach nicht analysierbar sind, etwas andres vorauszusetzen. Und so halte ich den Satz, den ich vor 21 Jahren als höchst wahrscheinlich hinstellen konnte, heute für gesichert: es sind in den Prophasen der Blastomerenkerne stets die gleichen Schleifenenden verbunden, die vor der Kernbildung verbunden waren.

Nun bleibt noch die Frage übrig: werden diese Enden auch wieder durch die gleichen Teile verbunden, welche vorher den mittleren Abschnitt zwischen diesen beiden Enden gebildet hatten? Wobei nochmals, um jedes Mißverständnis zu vermeiden, betont sei, daß diese »Gleichheit« ebensowenig eine absolute sein soll, wie wenn wir einen Menschen von gestern auf heute noch als den »gleichen« betrachten. Sondern es soll damit nur gesagt sein, daß von den Teilen, welche die Kontinuität zwischen den Schleifen von Mitose zu Mitose vermitteln, immer diejenigen wieder in einem Chromosoma sich zusammenfinden, welche vorher in einem vereinigt waren, gleichgültig, ob bei dem Stoffwechsel, den sie inzwischen durchgemacht haben, auch nur ein Molekül noch das nämliche ist.

Wenn wir beachten, daß der Verlauf der aus dem Ruhezustand hervortretenden mittleren Schleifenabschnitte sowohl zwischen den beiden Schwesterkernen meist sehr ähnlich ist, als auch mit demjenigen vor der Kernbildung auffällig übereinstimmt, so scheint mir keine andre Annahme so einfach und plausibel zu sein als die, daß die Teile, welche von jedem Tochterchromosoma in den Ruhekern übergehen, sich ziemlich gleichmäßig über einen gewissen Bezirk ausdehnen, ohne ihren Zusammenhang aufzugeben und ohne mit den in gleicher Weise sich metamorphosierenden Bestandteilen des andern Chromosoms sich zu vermischen.

Für diese Hypothese spricht, wie mir scheint, auch noch ein andrer gewichtiger Grund. Wenn man sich die mittleren Schleifenbezirke in eine gleichartige Masse übergegangen denkt, in der die früher verbundenen Teilchen sich genau ebenso fremd gegenüberstehen wie denjenigen der andern Schleife, so dürfte es schwer sein, sich eine Vorstellung zu bilden, wie die durch solche Auflösung ihrer Verbindungstücke vollkommen voneinander isolierten Enden sich immer wieder in der gleichen Kombination zusammenfinden können. Soll man etwa eine Fernwirkung der früher verbundenen Enden aufeinander annehmen, der Art, daß sie aus jenem Magma heraus immer wieder ihre Verbindung erzwingen, und zwar nicht eine Ver-

bindung auf dem kürzesten Weg, sondern (vgl. Fig. 49 und 50) in einem charakteristischen, für verschiedene Keime verschiedenen, sehr komplizierten Verlauf von bestimmter Länge? Sollte diese Annahme natürlicher sein, als sich vorzustellen, daß der Kernbezirk, der aus einem mittleren Schleifenabschnitt entstanden ist, einen gewissen Zusammenhang in sich und mit den ihm zugehörigen Enden bewahrt, um in den Prophasen sich wieder zu einem entsprechenden Stück zu gestalten?

Die einzige im vorstehenden noch nicht berührte Möglichkeit, die konstatierten Tatsachen ohne die Individualitätshypothese zu erklären, scheint mir die zu sein, daß man jedem Ei und den von ihm abstammenden Zellen die Tendenz und Fähigkeit zuschreibt, die sich jeweils formierenden Chromosomen in eine ganz bestimmte Biegung und gegenseitige Stellung zu zwingen. Wenn also in der Äquatorialplatte des Eies z. B. diese Anordnung vorhanden wäre und in den beiden zur Teilung schreitenden Blastomerenkernen wieder, so läge dies nicht daran, daß die Anordnung sich erhalten hat, sondern es wären außerhalb des Chromatins gelegene Faktoren, nach Fick könnte man vielleicht sagen: es wäre das in diesem bestimmten Keim geltende Exerzierreglement, welches die Chromatinteilchen beider Zellen zwingt, wieder in gleicher Weise sich aufzureihen und nebeneinander aufzustellen.

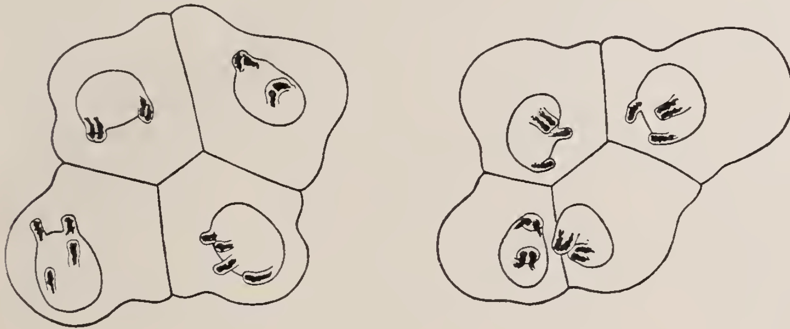
Wäre dies nun wirklich so, dann wäre einmal zu erwarten, daß die in den ersten Stadien der Embryonalentwicklung zu beobachtende Übereinstimmung sich auch weiterhin erhält, und zweitens müßte die Gleichheit der Anordnung besonders klar auf den einander entsprechenden Stadien hervortreten, also zwischen der Äquatorialplatte des Eies und den Äquatorialplatten der beiden primären Blastomeren.

Beide Voraussetzungen treffen nicht zu. Während nämlich in dem Material A bis zur Kernauflösung die Chromatinanordnung der Schwesterkerne, wie oben dargelegt, fast ausnahmslos sehr ähnlich ist, gilt dies für die aus diesen Kernen hervorgehenden Äquatorialplatten bei weitem nicht in gleichem Maß. Ich habe von einer großen Zahl von Keimen die beiden Äquatorialplatten des Zweizellenstadiums gezeichnet; vier solche Paare sind in Fig. 40—43 (Taf. X) wiedergegeben. Man erkennt wohl meistens eine gewisse Ähnlichkeit, man kann auch oft mit ziemlicher Bestimmtheit die einander entsprechenden Chromosomen, speziell in Fig. 42 und 43, bezeichnen.

Aber genau der gleiche Typus der Form und gegenseitigen Stellung ist, wie in diesen Figuren, so auch in der Mehrzahl der sonst von mir gezeichneten nicht mehr vorhanden. Die Chromosomen werden eben nach der Kernauflösung mehr oder weniger stark bewegt, bis sie in der neuen Äquatorialplatte zur Ruhe kommen.

Die gleiche Differenz geht natürlich auch auf die beiden Paare von Tochtergruppen über. Ein solches Bild zeigt Fig. 39 (Taf. X). Während in der unteren Zelle der Typus 6 besteht: zwei in sich zurücklaufende Schleifen, die Enden beider opponiert, sind in der oberen Zelle alle vier Enden auf der einen Seite zusammengedrängt (Typus 7). Denken wir uns aus diesen beiden Anordnungen Ruhe-

Fig. I. Fig. II.



kerne entstanden, so ist nach dem, was wir oben erfahren haben, zu erwarten, daß zwar jedes neue Kernpaar unter sich ungefähr symmetrisch ist, das eine Paar von dem andern dagegen erheblich verschieden. In der Tat ist auf dem Vierzellenstadium eine solche Verschiedenheit etwas sehr Gewöhnliches. Betrachtet man die zum Rhombus geordneten vier Zellen während der Kernruhe, so lassen sich sehr häufig nach der Form ihrer Kerne zwei Paare unterscheiden, deren jedes ohne Zweifel ein Paar Schwesterzellen repräsentiert. Zwei solche Keime sind in Fig. I u. II gezeichnet. Man sieht, daß die Kerne, wie wir es auch im Zweizellenstadium gefunden haben, zumeist aus ihrer symmetrischen Anfangsposition mehr oder weniger stark verlagert worden sind, so daß es in der Regel nicht möglich ist, ihre Zusammengehörigkeit aus der *Stellung* zu eruieren. Wohl aber aus den *Kernfortsätzen*. So zeigt in Fig. I das eine Paar je vier einwertige Fortsätze, das andre Paar zwei zweiwertige Fort-

sätze. In Fig. II finden wir gleichfalls ein Kernpaar mit je zwei Fortsätzen, das andre Paar zeigt je drei Blindsäcke, von denen der eine deutlich zwei Enden erkennen läßt.

Wir gelangen demnach zu dem bemerkenswerten Ergebnis: von dem Stadium der Äquatorialplatte bis zur Auflösung der beiden von ihr abstammenden Tochterkerne erhält sich bei dem Wurm A fast ausnahmslos die gleiche Konstellation; von der Auflösung dieser Kerne an bis zur Bildung der neuen Äquatorialplatten wird sie häufig zerstört.

Und dazu kommt noch eine weitere wichtige Konstatierung. Ich habe oben von einem Wurm B berichtet, bei dem die Tochterchromosomen vor der Kernbildung infolge erheblicher Bewegungen ihre Symmetrie mit denen der andern Seite mehr oder weniger verlieren können. Als ich die ersten Präparate dieses Wurms studierte, und zwar zunächst die Stadien, wo in den Kernen der beiden primären Blastomeren die Schleifen wieder verfolgt werden können, da war ich frappiert über das häufige Vorkommen von Schwesternkernen, deren Chromosomenanordnung sich nicht aufeinander beziehen ließ. Mein erster Gedanke war, daß hier wirklich die frühere Anordnung im ruhenden Kern verloren gegangen und eine neue aufgetreten sei. Allein das Studium der früheren Stadien klärte die Verhältnisse alsbald dahin auf, daß eben schon v o r d e r K e r n b i l d u n g die Schleifengruppierung der beiden Schwesterzellen häufig eine ebenso große Verschiedenheit erkennen läßt (vgl. oben S. 195).

Halten wir diese Befunde mit den vorher besprochenen zusammen, so kommen wir zu dem wichtigen Resultat: Wo die Chromosomengruppierung verwandter Zellen different wird, da geschieht diese Veränderung auf denjenigen Stadien, in denen uns die Chromosomen als isolierte Körper in voller Klarheit vorliegen. Von der Bildung der Tochtergruppen bis zur Kernrekonstruktion und dann wieder von der Kernauflösung bis zur Bildung der neuen Äquatorialplatten, das sind die Zeiten, wo die Chromosomen von Schwesterzellen, sei es durch Eigenbewegung, sei es passiv bewegt, ihre Form und gegenseitige Stellung ändern. Sind sie aber einmal in den ruhenden Kern eingegangen, so kommen sie, dafür sprechen alle positiven Erfahrungen, auch in prinzipiell gleicher Weise wieder aus ihm heraus. Der Ruhezustand des Kerns zeigt sich also, ganz im Gegensatz zu dem, was man zunächst glauben möchte, als die in bezug auf die Chromosomenkonfiguration konservativste Phase. Ob dieser Satz freilich allgemein gültig ist, das ist eine andre Frage. Von einer jedem Keim in-

härenten Eigenschaft, seine Chromosomen immer wieder in die nämliche Stellung zu bringen, kann angesichts dieser Befunde keine Rede sein. Und wenn wir alle Tatsachen überblicken, so zeigt sich nirgends auch nur der leiseste Anhaltspunkt, daß es ein außerhalb des Chromatins gelegenes Moment sein könnte, das da, wo wir die in Vorbereitung zur Teilung begriffenen Schwesterkerne identisch finden, ihnen diese Identität aufprägt.

Wenn sonach alle bisher mitgeteilten Beobachtungen für die Vorstellung sprechen, daß sich die Chromosomenform im ruhenden Kern, für unsre Hilfsmittel unerkennbar, erhält, so habe ich jetzt noch über einige Beobachtungen zu berichten, welche diesem Satz zu widersprechen scheinen, wo nämlich kein Zweifel bestehen kann, daß sich die Schleifenanordnung in dem einen von zwei Schwesterkernen in einer ganz bestimmten Weise geändert hat. Ich habe diese Abnormität, wie man es nennen muß, unter vielen hundert Fällen fünfmal beobachtet, ausschließlich bei dem Wurm A. Ein Blick auf Fig. 45—47 (Taf. XI) lehrt sofort, um was es sich handelt. Während immer der eine Kern das uns bekannte typische Bild darbietet, zeigen sich im andern die zwei Schleifen ineinander verhängt. Dadurch sehen die beiden Kerne, auch bei symmetrischer Orientierung, auf den ersten Blick ziemlich verschieden aus. Aber genauere Vergleichung lehrt, daß sie in jedem Fall beide dem gleichen Typus angehören, Fig. 45 u. 47 dem Typus 6, Fig. 46 dem Typus 4. Die Verschiedenheit der Bilder rührt vor allem daher, daß die Chromosomen da, wo sie von einander unabhängig sind, infolge der Verkürzung ihrer mittleren Abschnitte sich voneinander entfernen, wozu die ineinander verhängten nicht imstande sind.

Nachdem ich den ersten Keim dieser Art gefunden hatte, achtete ich darauf, ob sich nicht Folgezustände auffinden ließen, die speziell für gewisse Probleme der Teilungsmechanik von Interesse wären. Es ist mir aber kein solcher zu Gesicht gekommen. Daß die verhängten Schleifen in dieser Lage in die Spindel eintreten, geht aus der Fig. 47 hervor. Wie sich aber nun die Trennung der Schwesterfäden vollzieht, diese interessante Frage muß ich unbeantwortet lassen. Es läßt sich kaum annehmen, daß eine geregelte Verteilung auf die Tochterzellen hier möglich ist. Wenn allerdings die Abnormität nur in derjenigen Blastomere auftreten würde, deren Chromosomen zur Diminution bestimmt sind, dann wäre sie vielleicht unschädlich; denn hier wird ja der mittlere Teil der Schleifen später

in eine Anzahl kleiner Chromosomen zerlegt. Aber wie Fig. 46 zeigt, kommt die Verhängung auch in der an ihrer Kleinheit kenntlichen Stammzelle vor.

Wir kehren nach dieser Abschweifung zu unserm Problem zurück. Da ohne allen Zweifel die Kerne mit verhängten Schleifen aus Tochterchromosomen entstanden sind, die nicht verhängt waren, so läßt sich hier wirklich behaupten, daß die neuen Schleifen mit den alten nicht streng (in dem bisher gebrauchten Sinne) identisch sein können, sondern daß eine Umgruppierung von Teilen stattgefunden haben muß. Die Frage ist nur, ob dieses Faktum die Individualitätshypothese umzustoßen vermag. Ich glaube nicht, daß wir zu dieser Folgerung genötigt sind.

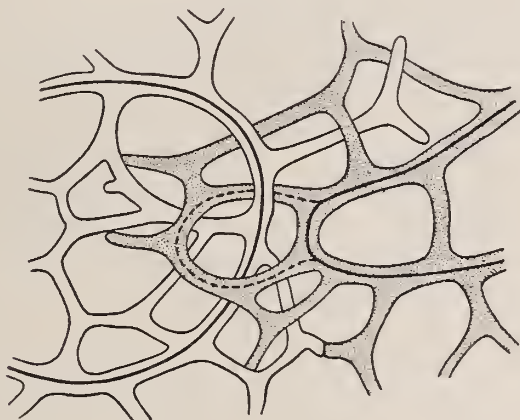
Um dies zu begründen, möchte ich an die Schilderung erinnern, die ich 1888 (9, S. 28—38) für das *Ascaris*-Ei von dem Übergang der Eikernchromosomen in den Ruhezustand gegeben habe. Ich verglich damals diesen Vorgang mit der Pseudopodienbildung eines Rhizopoden. Auf allen Seiten erhebt sich die oberflächliche Schicht eines jeden Chromosoma zu Fortsätzen, die immer länger und zahlreicher werden, mit einander anastomosieren und so ein Schwammwerk bilden, in welches schließlich der ganze Chromatinkörper aufgegangen ist. Zunächst lassen sich die den beiden Chromosomen zugehörigen Teile des Reticulums noch auseinanderhalten. Später, nachdem sie in Berührung gekommen sind, gelingt dies nicht mehr.

Auf Grund dieses Befundes, der an ungemein klaren Präparaten gewonnen worden ist, ließe sich die Verhängung der neuen Mutterschleifen in folgender Weise erklären. Wenn die beiden in den Kern eingegangenen Tochterschleifen ihre zum Anastomosieren befähigten Pseudopodien bilden, so ist es möglich, daß Fortsätze des einen Chromosoms einen Bezirk des andern umfassen, wie etwa Pseudopodien einer Amoebe um einen Algenfaden herumfließen, und daß sie sich hinter ihm vereinigen. Die schematische Zeichnung der Fig. III mag dies anschaulich machen. Sie stellt ein Stück eines Kerngerüstes dar, in welchem die von dem einen Chromosoma stammenden Bälkchen dunkel, die des andern hell gehalten sind. Die starken ausgezogenen Linien markieren den ursprünglichen Verlauf der Tochterchromosomen, das, was Rabl primäre Kernfäden nennen würde. Von diesen aus haben sich die andern Bälkchen gebildet, die sich teils an solche des andern Chromosoms anlegen, teils unter einander anastomosieren. Durch eine solche Anastomose des dunklen Chromosoma ist der Hauptstamm der hellen umgriffen. Wenn nun

bei der Zusammenziehung des Gerüsts in den Prophasen diese ursprüngliche Nebenbahn zur Hauptbahn wird, wie dies in der Zeichnung durch die punktierte Linie ausgedrückt worden ist, dann sind die beiden Chromosomen ineinander verhängt.

Daß die von einem Chromosoma ausgehenden Bälkchen mit einander anastomosieren und auf diese Weise Ringe bilden, denen die Fähigkeit zukommen muß, etwas zu umgreifen, läßt sich für diejenigen Schleifenenden, welche einzeln in einem Kernfortsatz liegen, mit aller Sicherheit feststellen. In Fig. 44 (Taf. XI) ist dies an dem oben gelegenen einwertigen Fortsatz ganz klar zu sehen. Und auch

Fig. III.



die zweite Annahme, daß eine solche sekundäre Bahn zur Hauptbahn werden kann, erscheint für die Schleifenenden durchaus nicht unbegründet. Denn wie schon oben (S. 188) ausgeführt worden ist, habe ich den Eindruck erhalten, daß die Enden der Tochterschleifen in den Gerüstzustand übergehen können, ohne daß vorher die von K. Bonnevie beschriebene Spiralstruktur aufgetreten ist. Vielmehr scheint es bei dem mir vorliegenden Materal so zu sein, daß das in der Achse des Blindsacks liegende Schleifenende sich zuerst in einige gröbere Segmente gliedert, von denen dann die gegen die Membran strebenden anastomosierenden Fortsätze ihren Ursprung nehmen. Da nun die Enden der neuen Schleifen sehr häufig in deutlichen, meist dicht unter der Membran des Blindsacks verlaufenden Spiralen erscheinen, ist die Vorstellung sehr naheliegend, daß der neue Faden sich wenigstens zum Teil aus den sekundären Bälkchen aufbaut.

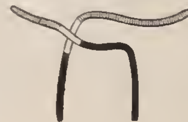
Für die mittleren Schleifenabschnitte läßt sich wenigstens soviel anführen, daß sie bei ihrem Wiedererscheinen viel stärker in unregelmäßgem Zickzack verlaufen, als ihn die Tochterschleifen, so lange sie verfolgbar waren, darboten (man vergl. Fig. 16 [Taf. VIII] mit Fig. 48, 49 und 50 [Taf. XI]). Auch hier ist es also keineswegs unwahrscheinlich, daß der neue Faden zum Teil aus Collateralen gebildet wird.

So lassen sich auch diese Abnormitäten mit der Individualitätshypothese zwanglos in Einklang bringen, und zwar, wie betont werden darf, auf Grund einer Vorstellung vom Bau des Ruhekerns, die lange vorher aus ganz andern Tatsachen abgeleitet worden war. Wollte man die Abnormität etwa so erklären, daß ein Umtausch der mittleren Abschnitte stattgefunden habe, wie es in nebenstehendem Schema (Fig. IVa) ausgedrückt ist, so wäre nicht einzusehen, warum, wenn dieses möglich ist, nicht auch und sogar viel häufiger

Fig. IVa.



Fig. IVb.



solche Umgruppierungen vorkommen sollten, bei denen die Enden in andrer Weise kombiniert werden als vorher, wie das Schema der Fig. IVb es darstellt. Gerade die unbeirrbare Zähigkeit, mit der auch in den fünf von mir beobachteten abnormen Fällen die dem Kern bei seiner Entstehung eigene Anordnung der Schleifen festgehalten wird, so daß wir z. B. in den beiden Kernen der Fig. 46 sofort die einander entsprechenden Chromosomen erkennen, ist meines Erachtens ein gewichtiges Argument dafür, daß der aus jedem Chromosoma entstandene Gerüstbezirk in irgend einer Weise seine Einheit bewahrt.

Es sei als Abschluß dieser Erörterungen noch untersucht, welcher Art die Befunde an unsern Keimen sein müßten, um ein Aufgeben der Individualitätshypothese nötig zu machen. Da mag zuerst gesagt sein, daß alle diejenigen Fälle, welche nichts weiter zeigen, als daß die beiden Schwesterkerne im Ruhezustand oder in den Prophasen voneinander verschieden sind, kein Argument gegen unsre Hypothese darstellen. Denn diese Hypothese fordert ja nicht, daß die

Form der einzelnen Schleifen oder deren gegenseitige Gruppierung sich erhalten müsse. Wir haben oben für den Wurm B erfahren, daß hier bereits die beiden Chromosomenschwestergruppen vor der Kernbildung sehr verschieden sein können und dementsprechend dann die Ruhekerne. Es steht natürlich mit der Individualitätshypothese in bestem Einklang, wenn sich in diesem Material schließlich auch die Prophasenkerne ebenso erheblich voneinander unterscheiden. Von der Varietät *bivalens* liegen mir Eier vor, wo diese Unterschiede noch größer sind. Die Variabilität verschiedenen Eimaterials in dieser Beziehung ist erstaunlich. Der strengen Regelmäßigkeit, wie sie uns bei dem Wurm A begegnet ist, steht in den eben genannten Eiern von *bivalens* eine Regellosigkeit gegenüber, die, wenn man nur sie kennen würde, wohl nicht leicht zu der Annahme hätte führen können, daß jedes in den Kern eingegangene Chromosoma als solches wiedererscheint. Aber als rein negativ können diese Befunde unsrer an günstigen Fällen gewonnenen Auffassung nicht widersprechen. Und es sei noch bemerkt, daß selbst dann, wenn die Chromosomen in andrer Konfiguration wieder auftauchen würden, als sie in den Kern eingegangen sind, wofür allerdings nach meinen Erfahrungen bei *Ascaris* gar kein Anhaltspunkt vorliegt, auch dieses keinen Widerspruch gegen unsre Hypothese darstellen würde. Denn es wäre wohl denkbar, daß sich die aus den einzelnen Schleifen hervorgegangenen Kernbezirke gegeneinander verschieben könnten, ohne ihre Einheit zu verlieren.

Ein mit der vorgetragenen Auffassung unvereinbarer Befund würde nur dann vorliegen, wenn sich positiv zeigen ließe, daß eines der neuen Mutterchromosomen Teile enthält, die vorher verschiedenen Chromosomen angehört hatten. Daß ein solcher Nachweis mit unsern jetzigen Mitteln, die eine Feststellung des Schleifenverlaufs im Leben nicht zulassen, streng nicht geführt werden kann, ist nach dem Gesagten klar. Wir haben es hier eben mit einem jener so häufigen Fälle zu tun, wo die uns möglichen Beobachtungen nur in einem Sinn eine sichere Antwort erlauben. Immerhin sind Tatsachen denkbar, aus denen mit einiger Wahrscheinlichkeit auf eine Umgruppierung von Schleifenabschnitten geschlossen werden könnte. Wenn in einem Material von solcher Beständigkeit wie demjenigen unsers Wurmes A Schwesterkerne gefunden würden, welche z. B. in klarster Symmetrie zwei einwertige und einen zweiwertigen Fortsatz besitzen, und wenn dann im einen Kern die Prophase den Gruppierungstypus 2, im andern den Typus 4 darbieten würde, oder wenn von zwei

ganz gleich gestalteten Schwesterkernen mit je zwei opponierten zweiwertigen Fortsätzen der eine den Typus 3, der andre den Typus 6 aufweisen würde, dann wäre unsre Auffassung gefährdet. Aber nichts dieser Art hat sich bis jetzt gezeigt.

VI. Literatur.

Von den Schriften, die sich mit den ersten Stadien der *Ascaris*-Entwicklung befassen, sind es außer meiner Arbeit von 1888 (9) drei, die unser Problem näher berühren, diejenige von E. van Beneden und A. Neyt von 1887, eine Abhandlung von Nussbaum aus dem Jahr 1902 und die große Abhandlung über die T-Riesen von zur Strassen (1906). Die beiden ersteren Arbeiten hier einer genaueren Besprechung zu unterziehen, würde ich an und für sich nicht für nötig halten; denn die Befunde van Benedens habe ich schon in der eben zitierten Arbeit (S. 159 ff.) eingehend diskutiert, und diejenigen Nussbaums sind so unvollständig, daß ich ihnen für unsre Frage keinerlei Bedeutung beimessen kann. Da jedoch R. Fick seine Widerlegung der Individualitätstheorie zum Teil auf die Aussagen der beiden genannten Autoren gründet, muß das Gewicht ihrer Angaben geprüft werden.

a. E. van Beneden.

Die von diesem Forscher im Jahr 1887 (4) ausgesprochene Auffassung, von der R. Fick (S. 102) mitteilen kann, daß van Beneden sie trotz meines Widerspruchs auch jetzt noch aufrechterhält, besagt folgendes. Jede Tochterschleife im Ei der Varietät *bivalens* legt sich mit ihrem einen Ende dem einen Ende einer zweiten Schleife an, während das andre Ende einer jeden freibleibt. So enthält jeder Blastomerenkern im Ruhezustand zwei Chromatin-»Gruppen«, jede aus zwei, Ende an Ende zusammengefügten Schleifen bestehend. Die vier neuen Chromosomen kommen dadurch zustande, daß sich jede dieser zwei Gruppen spaltet, und zwar in einer Weise, die man als Längsspaltung bezeichnen müßte. Zwar findet sich dieser Ausdruck bei van Beneden nicht, und der Prozeß verläuft ja auch nach seiner Darstellung insofern nicht als klare Längsteilung, als er ihn in den Ruhezustand verlegt. Aber wenn man sich in diesem Ruhezustand die einzelnen Schleifen erhalten denkt, so muß die Bildung der vier neuen Elemente auf Längs-

spaltung beruhen. Darüber lassen die Zeichnungen und die sonstigen Äußerungen van Benedens, vor allem seine Behauptung, daß, wenn die alten Schleifen *a*, *b*, *c*, *d* waren, zwei der neuen $1/2\ ab$, die zwei andern $1/2\ cd$ heißen müssen, keinen Zweifel. Schematisch wäre seine Auffassung durch folgende Bilder zu illustrieren:

Fig. V.



Ich habe schon vor 21 Jahren (9, S. 159 ff.) die Figuren, aus denen van Beneden einen solchen Vorgang ableitet, genauer analysiert und gezeigt, daß sie für die von ihm gegebene Interpretation nicht die geringsten Anhaltspunkte liefern. Das, was van Beneden wirklich beobachtet hat, läßt sich mit meinen eignen Beobachtungen und Schlüssen ohne Zwang vereinigen, während umgekehrt die von mir festgestellten Tatsachen van Benedens Auffassung ohne weiteres ausschließen. Besonders die Verhältnisse bei der Varietät *univalens* lassen dies auf den ersten Blick erkennen. Wie soll, um nur ein Beispiel herauszugreifen, bei dem so häufigen, auch von Nussbaum beobachteten Typus 6 jene von van Beneden behauptete Umgruppierung stattgefunden haben? Ganz ebenso aber ist eine solche undenkbar bei jenen früher von mir beschriebenen Fällen der Varietät *bivalens*, wo die Blastomerenkerne bis zur Auflösung mehr als vier Fortsätze besitzen. Alle diese Anordnungen lassen, wenn überhaupt die Zustände vor und nach dem Ruhezustand in Beziehung gesetzt werden sollen, nur die eine Deutung zu, daß jede Schleife nachher einer bestimmten von vorher entspricht.

Und nun fragt es sich eben, ob sich die van Benedenschen Bilder dieser Auffassung nicht unterordnen lassen. Ich habe schon früher gezeigt, daß dies möglich ist. Man muß nur nicht, wie van Beneden es tut, die Chromosomenanordnung der von ihm abgebildeten Blastomerenkerne aus Äquatorialplatten von diesem Typus ableiten, sondern von dem in van Benedens erster Abhandlung in Fig. 20 und 21 (Taf. XIXbis) abgebildeten Typus . Aus diesem

Typus leiten sich ja auch die 1888 von mir in Fig. 83 *a* und *b* wiedergegebenen Bilder ab, deren Verwandtschaft mit Fig. 23 (Taf. VI) bei van Beneden und Neyt in die Augen fällt. Man braucht sich nur als Ausgangspunkt eine Äquatorialplatte des eben genannten Typus zu denken, in welcher die Enden je zweier Schleifen einander genähert sind, ein Zustand der nach allem, was wir über die Variationen der Schleifenstellung kennen, als durchaus wahrscheinlich bezeichnet werden darf[1], so werden ruhende Kerne entstehen mit je vier Fortsätzen, deren jeder zwei Schleifenenden in sich aufgenommen hat, entsprechend der Fig. 21 (Taf. VI) bei van Beneden und Neyt. Kommen aus solchen Kernen die vier Schleifen wieder zum Vorschein, so müssen nach der Individualitätstheorie Bilder auftreten, wie van Beneden und Neyt in Fig. 22 und 23 (Taf. VI) welche abgebildet haben. Von einem Widerspruch dieser Befunde gegen die Individualitätstheorie kann sonach keine Rede sein.

b. M. Nußbaum.

In Nussbaums Abhandlung (27, S. 671) findet sich der Satz: »Was die Lagerung der Kernschleifen (in den Blastomerenkernen) im Vergleich zu ihrer Topographie bei der ersten Furchung anlangt, so bleibt sie keineswegs dieselbe, und meine Figuren weichen in dieser Beziehung wesentlich von denen ab, die Boveri seinen Untersuchungen aus dem Jahr 1888 beigegeben hat.«

An diesem Satz ist der zweite Teil ganz richtig. Nussbaums Figuren sind von meinen alten (1888) in der Tat auffallend verschieden, nämlich genau so verschieden, wie die Bilder dieser hier vorliegenden Arbeit es von meinen früheren sind. Das Material Nussbaums, der Varietät *univalens* angehörend, muß nämlich dem oben von dem Wurm A beschriebenen sehr ähnlich gewesen sein. Allerdings mit der Einschränkung, daß Nussbaum von den sieben Gruppierungstypen, die ich unterscheiden konnte, nur den ja auch in meinem Material besonders häufigen Typus 6 vorgefunden hat. Von diesem wenigstens stammen alle seine Zeichnungen der in Prophase befindlichen Blastomerenkerne, so Fig. 13, 14, 17, 18 und 19.

So wenig nun meine neuen Beobachtungen, trotz des so verschiedenen Aussehens der Bilder, meine alten Schlüsse umstoßen,

[1]) Die in Fig. 3a dieser Arbeit abgebildete Äquatorialplatte bietet für zwei Schleifen das dar, was oben für vier Schleifen angenommen wird.

sondern im Gegenteil sie nur noch viel sicherer machen, so wenig können auch die ganz entsprechenden Befunde Nussbaums meiner Auffassung widersprechen. Und wenn Nussbaum doch dieser Meinung ist, so ist er die Gründe dafür schuldig geblieben. Denn alles Positive, das er bringt, liefert für meine Auffassung die schönsten Belege, vor allem in der Hinsicht, daß alle von ihm gezeichneten zur Teilung schreitenden Schwesterkerne identische Schleifengruppierung (meinen Typus 6) darbieten. Auf die Frage aber, wie diese Übereinstimmung zu erklären sei, gibt Nussbaums Schrift so gut wie keine Antwort. Denn das, was nötig wäre, um in dieser Frage ein Urteil abgeben zu können, wäre die Beibringung der früheren Stadien; es müßten aus dem gleichen Material die Befunde über die Äquatorialplatten der Eier oder über die Tochtergruppen vor Bildung des Ruhekerns beschrieben sein. Denn darum dreht sich ja die ganze Frage, ob in der Topographie dieser Schleifen mit jener in den zur Teilung schreitenden Blastomerenkernen eine Übereinstimmung besteht oder nicht.

Von diesen zur Entscheidung nötigen Vorstadien bringt Nussbaum ein einziges in seiner Fig. 20. Es zeigt eine erste Furchungsspindel in seitlicher Ansicht, und die Chromosomenanordnung ist, soweit es sich beurteilen läßt, diejenige meines Typus 6. Das heißt, es ist eine Äquatorialplatte, wie sie nach der Individualitätstheorie den späteren von Nussbaum abgebildeten Stadien vorausgehen muß.

Nussbaum bezieht sich noch auf ein zweites Bild, seine Fig. 32, aus der er zu folgern scheint, daß die Lagerung der Tochterschleifen mit derjenigen der nächsten Mutterschleifen nicht übereinstimmt. Freilich ist mir dieses Argument unverständlich. Denn erstens bezieht sich diese Fig. 32 gar nicht auf die $^1/_2$-Blastomeren, von welchen doch alle späteren Stadien Nussbaums genommen sind, sondern auf die beiden nicht diminuierten Blastomeren des Vierzellenstadiums, was nach dem oben (S. 206 ff.) Mitgeteilten keineswegs gleichgültig ist; und zweitens erlaubt dieses Bild keine Aussage über die Schleifengruppierung, da die mittleren Abschnitte bereits nicht mehr verfolgbar sind und so die Figur sich sowohl auf meinen Typus 3 wie Typus 6 beziehen ließe. Will man aber überhaupt eine Interpretation dieser Figur versuchen, die an beiden in Rede stehenden Kernen in ungefähr opponierter Stellung zwei dicht benachbarte Schleifenenden aufweist, so ist es das weitaus wahrscheinlichste, daß es sich hier um den so häufigen Typus 6 handelt, d. h. daß

die Schleifenstellung vollkommen derjenigen entspricht, die — aus einer andern Zellgeneration — in NUSSBAUMS Bildern späterer Stadien (Fig. 13, 14, 17 usw.) zu sehen ist.

NUSSBAUM ist der Meinung, daß die Zahl der Kernfortsätze von der Bildung des Kerns bis zu dessen Auflösung abnehme. Zuerst seien es bei der Varietät *bivalens* acht, später vier, bei *univalens* zuerst vier, später zwei. »Es findet also«, so sagt der Autor auf Seite 669, »wie dies auch durch die Zwischenstadien belegt wird, ein Zusammenschieben der Kernfäden und eine Vereinigung je zweier Kernfortsätze zu einem einzigen statt, so daß schließlich ein Chromosom in einem, aus zwei vereinigten, Kernfortsatz seine beiden freien Schenkel gelegen hat«. Und NUSSBAUM führt mich selbst (S. 660) als Gewährsmann für diese Meinung an.

Wie nun dies letztere ein Versehen ist, so ist auch die ganze Behauptung ohne Zweifel irrtümlich[1]). Ich habe (1888) in Fig. 83*b* einen Kern gezeichnet, der direkt vor der Auflösung steht; er zeigt noch sieben Kernfortsätze. Wann sollte denn hier das Zusammenrücken stattfinden? Noch viel besser als diese alten Beobachtungen zeigen meine neuen Resultate, daß die Kernfortsätze von ihrer Bildung an bis zur Kernauflösung an Zahl unverändert bleiben. Wo es später wenige sind oder sie ganz fehlen, da waren schon am jungen Kern wenige oder keiner vorhanden. Wo es am Anfang viele sind, da erhalten sie sich bis zum Schluß.

NUSSBAUM hat auch gar keinen Versuch gemacht, jene Äußerung irgendwie zu begründen. Aus seinen Figuren läßt sich mindestens ebensogut das Gegenteil herauslesen. Sein einziges Bild von jüngeren Kernen des Zweizellenstadiums, Fig. 8, zeigt die Kerne fortsatzärmer als die Figuren seiner späteren Stadien, und in seiner Fig. 17 hat er einen nicht weit vor der Auflösung stehenden Kern abgebildet, wo jedes Schleifenende seinen eignen Fortsatz besitzt.

Ganz unverständlich ist mir der Satz NUSSBAUMS (S. 669) geblieben, daß »auf ein Ruhestadium .... die Ausbildung von Kernfortsätzen folgt«. Nichts ist sicherer, als daß die Kernfortsätze bei der Kernbildung entstehen. Andre Stellen bei NUSSBAUM scheinen dies auch anzuerkennen, und in seiner Fig. 32 bildet er ziemlich junge, jedenfalls noch vor dem typischen Ruhestadium stehende Kerne ab mit sehr wohlentwickelten Fortsätzen. Umso unerklärlicher ist der zitierte Passus.

---

[1]) Aber selbst wenn sie richtig wäre, wäre darin kein Einwand gegen die Individualitätstheorie enthalten.

Fassen wir alles zusammen, so ergibt sich, daß die Nussbaumschen Befunde gegen meine Auffassung des *Ascaris*-Kerns nicht das leiseste Argument enthalten. Sein Widerspruch beruht nicht darauf, daß seine Beobachtungen anders, sondern nur darauf, daß sie, wahrscheinlich wegen des Mangels der nötigen jüngeren Stadien, im höchsten Grad lückenhaft sind, so daß alles zur Prüfung der Frage Nötige bei ihm fehlt.

c. O. zur Strassen.

Nur ganz nebenbei hat zur Strassen die uns hier interessierenden Verhältnisse berührt (35, S. 134). Doch zeigen seine Figuren QQ und RR, daß ihm ein Material vorgelegen haben muß, das mit meinem oben beschriebenen die größte Ähnlichkeit hatte. Demgemäß bestätigt er auch ausdrücklich meine Angaben, daß die beiden Schwesterkerne fast immer gleich viele und einander entsprechend gruppierte Fortsätze tragen; ja man muß sagen, daß seine an der Varietät *univalens* gewonnenen Bilder diesen Satz viel besser illustrieren, als meine alten Figuren von *bivalens* dies vermocht hatten. zur Strassen bildet Schwesterkerne ab mit je zwei zweiwertigen Fortsätzen, solche mit je einem zweiwertigen und zwei einwertigen und endlich solche mit je einem dreiwertigen und einem einwertigen. Auf eine Vergleichung der Schleifengruppierung geht er nicht ein; doch zeigt die einzige seiner Figuren, welche die Schwesterkerne in Vorbereitung zur Teilung darbietet (Fig. QQ 3), daß beide Kerne dem gleichen Gruppierungstypus — meinem Typus 2 — folgen.

VII. Die Einwände R. Ficks.

Was ich den Angriffen, die dieser Forscher gegen die Individualitätslehre und besonders gegen meine eignen Argumente gerichtet hat, vor allem entgegenzustellen habe, sind die im vorstehenden mitgeteilten Tatsachen. Nichts wäre mir erwünschter, als es diesen Tatsachen überlassen zu dürfen, für sich selbst zu sprechen. Allein R. Fick hat denen, die er bekämpft, diesen Weg verwehrt. Nachdem er die Erfahrung hat machen müssen, daß noch ein und ein halbes Jahr nach dem Erscheinen seiner ersten kritischen Schrift (22) die Individualitätshypothese doch von einigen Autoren noch verteidigt oder gar als »bewiesen« hingestellt wird (23, S. 85), hat er nunmehr gefordert, daß, wer künftig solches zu tun gedenke, vorher

seine Kritik sachlich einwandfrei zu widerlegen habe (S. 129). Und es soll nicht so aussehen, als gingen die Anhänger jener Lehre deshalb an seiner Forderung vorbei, weil sie deren Erfüllung für zu schwer hielten.

Schon in meiner Arbeit über die Entwicklung der doppelbefruchteten Seeigeleier (18, S. 228 ff.) habe ich dargelegt, wie nach meiner Ansicht die allgemeinen Einwendungen Ficks zu beurteilen sind. Manches dort Gesagte gilt ebenso gegen die neue Schrift von Fick; ich will es hier nicht wiederholen, sondern auf jene Ausführungen verweisen. Im folgenden beschäftige ich mich zunächst mit Ficks spezieller Kritik meiner früheren *Ascaris*-Arbeiten.

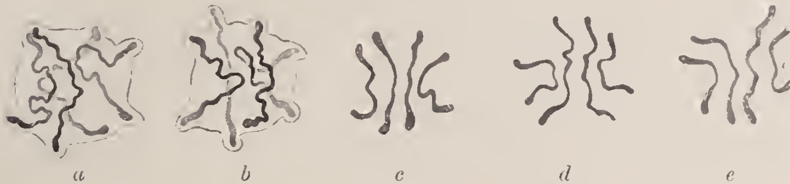
Fick knüpft seine Besprechung (S. 91) hauptsächlich an die kurze Darstellung der Verhältnisse, die ich 1904 (16) gegeben habe, wo auf kaum zwei Seiten dasjenige in möglichster Kürze zusammengefaßt ist, was ich 1888 (9) eingehend beschrieben und erörtert hatte. Daß eine solche gedrängte Darstellung nicht jede Einzelheit enthalten kann und also in gewissem Sinn schematisch sein muß, ist klar. Zwar glaube ich nicht, daß die meinige geeignet ist, falsche Vorstellungen zu erwecken[1]; denn alles, was für meine Schlußfolgerungen wesentlich ist, ist mitgeteilt; und wenn Fick aus meiner Originalarbeit Punkte hervorhebt, die sich in meinem Referat nicht erwähnt finden, so sind dies, wie sich gleich zeigen wird, Dinge ohne jeden Belang. Auch ist die Art, wie Fick Widersprüche zwischen meinen beiden Darstellungen konstruiert, nicht einwandfrei. Wenn er meinen Satz von 1904 zitiert: »Diese acht Aussackungen erhalten sich dauernd am ruhenden Kern«, und diesem Satz aus meiner Arbeit von 1888 den andern entgegenhält: »so finden sich nur selten Tochterkerne mit acht wohlausgebildeten Fortsätzen . . .«, so hätte er aus der Schrift von 1904 auch den vorausgehenden Satz zitieren sollen, wo es heißt (S. 6), daß »typischerweise« jedes Schleifenende einen Fortsatz bedingt; womit sich jenes »acht« durchaus nicht so apodiktisch präsentiert, wie es nach Ficks Zitat den Anschein hat.

[1] Einen unwesentlichen Irrtum habe ich allerdings seither in meiner Mitteilung von 1904 gefunden. Ich habe dort die Schleifenanordnung der Figuren 8 und 9 als sehr selten bezeichnet. Dies war insofern richtig, als ich sie, alle meine Beobachtungen zusammengenommen, relativ sehr selten gefunden habe. In meinem Material von 1888 aber war, wie ich nachträglich aus meinen alten Notizen ersehe, dieser Typus ziemlich häufig.

Eines von Ficks Hauptargumenten ist nun dieses, daß »in der Darstellung Boveris versehentlich zwei schematische Figuren eine Rolle spielen« (S. 137 und 92). Hierbei handelt es sich um folgendes. Wie in vorliegender Arbeit, so war auch in derjenigen von 1888 mein Beweisverfahren dieses, daß ich die Chromosomenanordnung von Schwesterkernen verglich, die kurz vor der Auflösung stehen. Es sollte festgestellt werden erstens, ob die Gruppierung eine übereinstimmende, und zweitens, ob sie eine solche ist, wie sie in den Äquatorialplatten des Eies vorkommt.

Zwei der damals gefundenen Schwesterkerne (1888, Fig. 83a und b, 1904, Fig. 8 und 9) reproduziere ich wieder in untenstehender Fig. VIa und b. Neben diese beiden Kerne hatte ich 1888 als Fig. 83c die hier unter c reproduzierte Äquatorialplatte gestellt, die nicht nach der Natur, sondern, weil ich bei der Fertigstellung der

Fig. VI.



Tafeln meine Präparate nicht zur Hand hatte, aus der Erinnerung gezeichnet und deshalb als schematisch bezeichnet worden war.

Der Leser muß nun aus Ficks Darstellung entnehmen, daß diese Figur aus Versehen in meine Beweisführung hineingekommen sei und daß mit der Entlarvung der Figur als »schematisch« meine Argumentation zusammenfalle.

Demgegenüber ergibt sich aus der Originalabhandlung (S. 153), daß mitten in meiner Beweisführung auf jene Figur als eine schematische Bezug genommen ist, woraus folgt, daß hier nicht ein Versehen vorliegt. Die Frage kann nur die sein: Ist die Benutzung dieser Figur in meiner Argumentation zulässig gewesen oder nicht?

Hier ist nun der Sachverhalt folgender. Diejenige Äquatorialplatte, aus der sich die Chromosomen der beiden gezeichneten Schwesterblastomeren ableiten und die natürlich die eigentlich entscheidende wäre, kann man, da man sie nur im abgetöteten Ei sehen könnte, nicht gewinnen. Also bleibt, wie oben eingehend betrachtet worden ist, nur der Weg übrig, viele Äquatorialplatten aus

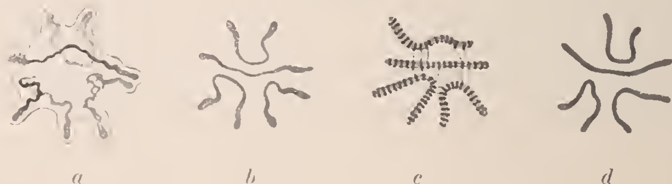
Eiern, womöglich des gleichen Wurmes, zu studieren, zu untersuchen, welche Gruppierungstypen hier vorkommen, und nachzusehen, ob diese Typen mit den Anordnungen in den Schwesterblastomeren übereinstimmen oder nicht. Bei *Ascaris meg. bivalens* sind die Haupttypen diese drei:



Nun kommen wir zu dem entscheidenden Punkt. Da die Originaläquatorialplatte zu den abgebildeten Kernen nicht gegeben werden kann, ist es ganz gleichgültig, ob diejenige, die ich zum Vergleich stelle, nach der Natur gezeichnet oder ein Schema ist; wenn nur das Schema insofern richtig ist, als es nicht eine erfundene, sondern eine beobachtete Schleifengruppierung bietet. Und in dieser Beziehung ist meine Figur (hier Fig. VIc) völlig einwandfrei. Sie enthält nicht einen einzigen Zug, der sie unberechtigter Weise jenen beiden Kernen ähnlich macht. Und dies mußte auch Fick ganz genau wissen. Denn man kann neben meine in Frage stehenden Kerne ebensogut zwei nach der Natur gezeichnete Bilder van Benedens von 1883 (3, Fig. 20 und 21, Taf. XIX bis) stellen, die ich hier in Fig. VId und e reproduziere, um den Leser in den Stand zu setzen, sofort selbst zu urteilen. Er wird finden, daß diese naturgetreuen Bilder van Benedens für meine Beweisführung genau das gleiche leisten wie meine eigene schematische Figur.

Wie die eben besprochene, so beanstandet Fick noch eine zweite Figur, die ich hier in Fig. VIIa und b wiedergebe (Fig. 82a und e

Fig. VII.



der Originalarbeit). Das erste Bild stellt wieder einen Blastomerenkern dar, das zweite eine aus dem Gedächtnis gezeichnete Äquatorialplatte des Eies. Auch hier setze ich wieder in c eine bei van Beneden (4, Fig. 6, Taf. I) nach der Natur gezeichnete Äquatorial-

platte bei, in d eine gleichfalls naturgetreue, nach einem eigenen Präparat. Diese beiden Bilder zeigen, daß Fig. VIIb eben nur insofern schematisch ist, als sie nicht direkt nach der Natur gezeichnet ist und ich also nicht garantieren kann, ob jede kleinste Biegung so einmal wirklich vorgekommen ist. Für das, was ich durch jene Figur beweisen wollte, tut z. B. das Bild van Benedens genau die gleichen Dienste.

Dies alles mußte Fick bekannt sein, er mußte die Figur van Benedens kennen; ja nicht einmal dieses wäre nötig gewesen; denn wie er S. 93 angibt, sind ähnliche Anordnungen, wie die meiner eben besprochenen Fig. VIIb, nämlich eine gestreckte und drei winklig geknickte Schleifen — und auf nichts andres kommt es in meiner Figur an — ihm selbst relativ oft in den Präparaten begegnet.

Wenn daher Fick meine Äußerung, daß sich »die Gruppierung der Fig. 7 (hier Fig. VIIa) leicht auf die der Fig. 4 (hier Fig. VIIb) zurückführen läßt«, mit dem Zusatz versieht: »Diese Übereinstimmung ist in der Tat eine vollkommene, aber auch selbstverständliche, denn Fig. 4 ist nur ein Schema für die Schleifenanordnung der Fig. 7 . . .«, so ist dieser Ausspruch so unangebracht wie nur möglich. Und der ganze Einwand, der dem Autor so vernichtend dünkt, daß er meint: »ein weiteres Eingehen auf diesen Beweispunkt (nämlich die *Ascaris*-Kerne) könnte nach dieser Aufklärung vielleicht überflüssig scheinen«, trifft gänzlich an der Sache vorbei.

Über die Bemerkung Ficks (S. 91), daß die von mir verglichenen Schwesterkerne nicht genau übereinstimmen, darf ich wohl unter Hinweis auf die oben neu mitgeteilten Tatsachen hinweggehen. Ist ja doch gerade dieser Umstand, daß die Übereinstimmung keine absolute ist, ja, daß sie sogar, falls die Tochterschleifen sich vor der Rekonstruktion des Kerns stark bewegt haben, ganz fehlen kann, der beste Beweis, daß die so häufig zu konstatierende Symmetrie der Schwesterkerne funktionell völlig bedeutungslos ist und also nicht aus irgend einem »Zweckmäßigkeits«-Prinzip (Fick, S. 95), sondern nur als eine Nachwirkung vorausgehender Zustände erklärt werden kann.

Auch bei dieser Gelegenheit bringt Fick eine Beanstandung, die jener oben betrachteten sehr ähnlich ist. Er betont, daß in meiner Fig. 76 (1888) im einen Kern sechs Füßchen zu sehen sind, im andern nur fünf, und fährt dann fort (S. 92): »In diesem Fall stecken übrigens gerade bei dem Kern, der mehr Füßchen hat, in einem der Füßchen zwei Chromosomenenden, beim andern, dem fünffüßigen Kern

in jedem Füßchen nur ein Ende.« Selbst wenn es so wäre, täte dies meiner Argumentation keinen Eintrag. Es ist aber leicht zu sehen, daß die Stellung des oberen Kerns in Fig. 76 nicht eine solche ist, daß aus dieser Figur die Zahl der Fortsätze bestimmt werden kann. Ein Teil derselben ragt eben bei dieser Ansicht nicht über den unteren Kontur des Kerns heraus. Wenn Fick diesen Umstand nicht dieser Figur selbst schon ansehen konnte, so hätte ihn die ihm wohlbekannte Fig. 82 darauf führen können, wo ein und derselbe Kern in a in Flächen-, in b in Kantenansicht wiedergegeben ist. In a sind von seinen Fortsätzen alle sieben zu sehen, in b nur vier, andeutungsweise ein fünfter.

Fick führt ferner gegen mich an (S. 91), daß ich selbst vollkommen runde Kerne ohne alle Aussackungen beschrieben und abgebildet hätte. Auch in der vorliegenden Arbeit sind uns solche begegnet, und ihre Entstehung wie ihr weiteres Verhalten hat uns gelehrt, daß sie mit der Individualitätstheorie in bestem Einklang stehen. Ich brauchte also auch auf diesen Punkt nicht weiter einzugehen, wenn nicht Fick als Illustration für solche Kerne meine Fig. 19 (1904, S. 13) angeführt hätte. Denn die ruhenden Kerne dieser Abbildung eines Sechszellenstadiums sind diminuierte Kerne, welche deshalb keine Fortsätze haben, weil ihnen das ursächliche Moment für dieselben fehlt, nämlich die Schleifenenden[1]). Und damit gelange ich zu dem mir unverständlichsten Teil der Fickschen Kritik.

Nichts ist leichter festzustellen, als daß die Aussackungen der Blastomerenkerne ihre Bildung ausschließlich den aus der Tochterplatte herausragenden Chromosomenenden verdanken; alle Autoren, die sich mit der Entstehung der Kerne in den primären Blastomeren beschäftigt haben, stimmen darin überein. Verlangt man für

[1]) Als ich in Ficks Referat auf dieses Versehen stieß, glaubte ich es zuerst so erklären zu müssen, daß ihm die Tatsachen der Diminution nicht bekannt seien. Ich fand jedoch später, daß er die Diminution dort sehr gut kennt, wo er sie gegen die Individualitätstheorie glaubt verwerten zu können. — In einen ähnlichen Irrtum ist Tellyesniczky verfallen, indem er (36, S. 36) das Vorkommen vollkommen runder Blastomerenkerne bei *Ascaris* betont und zu diesem Behuf auf meine Figuren 19 und 20 (Zellenstudien II) hinweist. Diese Figuren geben aber nicht Blastomeren wieder, sondern Eier mit Vorkernen, und daß diese Kerne keine Fortsätze haben, erklärt sich sehr einfach daraus, daß die Chromosomengruppen, aus denen sie entstehen, nicht jene isoliert aus dem Centralbereich herausragenden Schleifenenden besitzen, welche für die Tochtergruppen der ersten Furchungsspindel charakteristisch sind.

dieses Ergebnis noch einen weiteren Beweis, so liefern ihn in schlagendster Weise die diminuierten Kerne. Was ihr Chromatin von dem der generativen Kerne unterscheidet, ist bekanntlich dies, daß erstens die mittleren Schleifenabschnitte in eine große Zahl kleiner Körner zerfallen, und zweitens, und dies ist der für uns wesentliche Punkt, daß die Schleifenenden abgestoßen worden sind, um im Protoplasma allmählich zu verschwinden. Also die Schleifenenden fehlen diesen Kernen und mit ihnen ausnahmslos jede Spur der an den generativen Kernen fast stets ausgeprägten Fortsätze.

Dieser für unser ganzes Problem fundamentale Punkt, daß die Fortsätze genetisch auf die Schleifenenden zurückzuführen sind und daß sie jedem Kern ohne Schleifenenden fehlen, wird von Fick gänzlich verkannt; und dies ist umso auffallender, als er selbst Beobachtungen an *Ascaris*-Eiern angestellt hat. Was er dabei ermittelt hat, sei mit seinen eigenen Worten (S. 93) angeführt: . . . .»ich selbst glaube mich an *Ascaris*-Präparaten davon überzeugt zu haben, daß die Fortsätze ganz regellose Zahl, Lage und Form haben. Jedenfalls sind sie durchaus nicht, auch nicht einmal in der Mehrzahl der Fälle nach der früheren Äquatorebene hin gerichtet. Die Pseudopodien entsprechen also, was übrigens auch aus Boveris Abbildungen hervorgeht, nicht alle den früheren Schleifenenden beim Auseinanderweichen der Tochterkerne, wie Wilson anzunehmen scheint. Die Füßchen erscheinen vielmehr durch ihre absolut regellose Lage und Form als der Ausdruck für eine intensive Wechselwirkung zwischen dem Kern und dem Zellprotoplasma, ja ich glaube an meinen Präparaten sogar den Austritt von Chromatinteilchen in das Zellprotoplasma feststellen zu können. Die Form der Füßchen scheint mir sogar darauf hinzudeuten, daß sie durchaus nicht stabil sind, sondern sogar rasch wechseln, daß bald hier, bald da ein Fortsatz auftaucht und wieder verschwindet, so daß von einer dauernden »Festlegung« der Schleifenenden, die Boveri annimmt, gar nicht die Rede sein könnte. (Daß eine solche lebhafte Pseudopodienbildung nicht bei allen Eiern in der Furchung auftritt, könnte übrigens, falls sie nicht auch an lebenden Eiern nachzuweisen ist, vielleicht doch eine Art Kunstprodukt sein und auf der Hartschaligkeit der *Ascaris*-Eier und der damit verbundenen langsamen Abtötung beruhen)«.

Es ist zu bedauern, daß Fick von diesen seinen Beobachtungen an *Ascaris*-Blastomeren keine eingehende Beschreibung geliefert hat. Schält man aus den zitierten Sätzen die Spuren der darin enthaltenen Tatsachen heraus, so wird es wahrscheinlich, daß Fick gerade auf

möglichst ungünstiges Material gestoßen ist, wie ich solches, als auch mir bekannt, oben (S. 213) erwähnt habe. Und nun verfällt er in den Fehler, den wohl jeder, der ein neues Arbeitsfeld betritt, an sich selbst erlebt hat, daß er meint, Objekte, die mehr erkennen lassen, als was die ihm vorliegenden zeigen, könne es nicht geben.

Aber selbst das ungünstigste Material vermag, wie mir scheint, das in dem Zitat Ausgesprochene nicht völlig zu erklären. Fangen wir von hinten an, so ist zunächst die Idee, daß die Kernfortsätze eine Art Kunstprodukt sein könnten, sowohl durch die Art ihrer Entstehung an den sich bildenden Kernen als durch das vollkommene Fehlen der Fortsätze an den Vorkernen und an den diminuierten Kernen ohne weiteres ausgeschlossen. Ich füge hinzu, daß C. Artom (1), der auf meine Veranlassung die Eier nach Anschneiden der Schalen konserviert hat, die Kernfortsätze genau ebenso gefunden hat wie bei den sonst üblichen Methoden. Auch habe ich sie mehrfach an günstigen Objekten im Leben gesehen; und dabei war es leicht zu konstatieren, daß sie auch bei längerer Beobachtung unverändert bleiben, daß also von einem Wechsel, der Art, daß »bald hier, bald da ein Fortsatz auftaucht und wieder verschwindet«, keine Rede sein kann. Für den von Fick fortwährend gebrauchten Terminus »Pseudopodien« liegt also nicht der geringste Grund vor. Und um dies einzusehen, ist die Beobachtung im Leben gar nicht nötig. Das müßten sonderbare Pseudopodien sein, die so wechseln, daß sie, wie besonders schön bei der Varietät *univalens* zu erkennen ist (vgl. auch Nussbaums (27) und zur Strassens (35) Bilder), auf jedem Stadium nach Zahl, Größe und Gruppierung in der einen Blastomere so gefunden werden wie in der andern! Und warum sind es bei *univalens* niemals mehr als vier, bei *bivalens* nie mehr als acht? Ist es angesichts dieser Tatsachen zulässig zu sagen, daß sie in ihrer Zahl ganz regellos seien? Wo ist irgend eine Tatsache, um Ficks Behauptung zu rechtfertigen, daß es Fortsätze gibt, die nicht den Schleifenenden entsprechen? Und wo sind die Bilder in meinen Arbeiten, die Fick zum Beweis dieser Behauptung erwähnt? Freilich, wenn dies richtig wäre und wenn die Fortsätze weiterhin in ihrer Lage absolut regellos wären, wie Fick behauptet, wenn sie an jeder beliebigen Stelle des Kerns auftreten würden, dann wäre die Sache bedenklich. Aber das ist ja nicht so; sondern jene scheinbare Regellosigkeit kommt, wie schon Nussbaum und zur Strassen gezeigt haben und oben abermals an verschiedenen Beispielen dargetan worden ist, daher, daß die Kerne aus ihrer symmetrischen

Ursprungslage mehr oder weniger herausgedreht werden können, so daß sie dann in der Tat bei einer bestimmten Ansicht des Keimes einen sehr verschiedenen Anblick darbieten können.

So scheinen mir also auch die Beobachtungen Ficks die Individualitätstheorie nicht zu gefährden.

Was es heißen soll, wenn dieser Autor sagt (S. 94), die Tatsache, daß in einem Fortsatz oft zwei Schleifenenden gefunden werden, beweise, daß die Fortsätze »nicht individueller Natur« sind, weiß ich nicht. Hat denn jemand eine Individualität der Fortsätze behauptet? Es handelt sich doch nur um die Individualität der Chromosomen, und gegen diese beweist die Lage zweier Chromosomenenden in einem Fortsatz genau ebensowenig, wie das Vorkommen zweier Trichinen in einer Kapsel gegen die Individualität der Trichinen.

Nachdem Fick versucht hat nachzuweisen, daß alles Wesentliche, was ich glaubte festgestellt zu haben, falsch ist, legt er dar, daß es, selbst wenn es richtig wäre, für die Individualitätslehre nichts beweise. Daß die Chromosomenanordnung in zwei Schwesterkernen sehr ähnlich sei, ist für ihn (S. 137) »gar nicht auffällig«, ja (S. 92) sogar »von vornherein sehr wahrscheinlich«. Aus welchen allgemeinen Gründen dies für einen Gegner der Individualitätshypothese wahrscheinlich sein soll, sagt er nicht. Für *Ascaris* gibt aber Fick noch einen speziellen Grund an, warum diese Ähnlichkeit besonders erklärlich sei, daß nämlich bei vier Chromosomen nicht allzu viele Variationen möglich sind (S. 93). Demgegenüber ist darauf hinzuweisen, daß oben für den Wurm A der Varietät *univalens* sieben wohlcharakterisierte Variationen der Schleifengruppierung unterschieden werden konnten. Wenn also in diesem Material die zwei Schwesterkerne fast ohne Ausnahme den gleichen Typus zeigen, so kann dies unmöglich daher rühren, daß die Auswahl von Anordnungsmöglichkeiten zu beschränkt ist. Und dem ist noch hinzuzufügen, daß eine noch viel größere Zahl von Varianten denkbar wäre als die konstatierten Typen, wenn nicht die höchst bedeutsame Einschränkung bestünde, daß nur solche Konfigurationen vorkommen, wie sie in der vorausgehenden Äquatorialplatte zu finden sind.

In meiner Arbeit von 1888 hatte ich angegeben, daß, nach meinen Erfahrungen, bei polarer Ansicht eines zur Teilung schreitenden Blastomerenkerns sich die vier Schleifen zwar nicht selten zweimal

überschneiden, nie aber einmal. Ich sah darin einen Beweis, daß eine Umgruppierung der Enden nicht vorkommt. Die viel günstigeren Verhältnisse an meinem neuen Material haben diese Annahme vollkommen bestätigt. Fick führt nun hiergegen zwei Bilder von Nussbaum an, die beweisen sollen, daß auch einfache Kreuzungen vorkommen. Nachdem wir jetzt wissen, daß sich die Tochterschleifen vor der Entstehung des Kernbläschens sehr erheblich dislozieren können, wäre natürlich auch nach der Individualitätstheorie eine einfache Kreuzung nicht unmöglich. Beobachtet habe ich eine solche, außer an den äußersten Schleifenenden, bis jetzt nie. Hinsichtlich der Nussbaumschen Bilder aber hat Fick den entscheidenden Punkt übersehen, daß sie nicht intakte Kerne, sondern die aus solchen sich ableitenden Äquatorialplatten darstellen. Diese beweisen aber in unsrer Frage gar nichts. Denn wie ich schon 1888 ausführlich dargelegt habe und wie wir oben auch an dem neuen Material erfahren haben, ist die Anordnung, in der die Schleifen aus dem Gerüst hervorkommen, für die Gruppierung der nächsten Äquatorialplatte durchaus nicht maßgebend. Es kann also hier, wie es meine Fig. 41b (Taf. IV) zeigt, eine Kreuzung zustande kommen, die im intakten Kern noch nicht bestanden hat.

Außer seinen eignen Untersuchungen führt Fick aus der Literatur die Angaben van Benedens und Nussbaums gegen mich an. Wenn ich die Behandlung, welche die Beobachtungen dieser Autoren von ihm erfahren, mit derjenigen vergleiche, die er den meinigen hat zu Teil werden lassen, so kann ich mich des Eindrucks nicht erwehren, daß hier mit zweierlei Maß gemessen wird. Während Fick alles, was für die Individualitätstheorie spricht, in der soeben betrachteten Weise der peinlichsten Visitation unterwirft, ist Widerspruch gegen diese Theorie ein Legitimationsschein, mit dem die unvollkommensten Beobachtungen und die unsichersten Schlüsse den Schlagbaum seiner Kritik unbehelligt passieren. Ich habe die Nussbaumsche Arbeit oben eingehend besprochen und brauche also nur zu wiederholen, daß sie keine Spur eines wirklichen Arguments gegen die Individualitätstheorie enthält, ja daß die mitgeteilten Tatsachen, soweit sie reichen, ganz deutlich zu ihren Gunsten sprechen. Und das gleiche gilt, wie ich schon vor 21 Jahren gezeigt und oben nochmals eingehender dargelegt habe, für die Angaben van Benedens. Bei diesen scheint zwar Fick selbst zu fühlen (S. 101/102), daß es

sich mehr um Behauptungen als um Nachweise handelt; aber eine kritische Untersuchung, was die van Benedenschen Befunde zu beweisen vermögen, stellt er nicht an. Und am Schlusse des Abschnitts wird der Leser mit dem sehr bestimmten Satz entlassen, daß »durch diese Beobachtungen van Benedens die Erhaltung individueller Chromosomen ganz direkt widerlegt« wird.

Der zweite Hauptpunkt, den ich seiner Zeit (6, 7, 8, 11, 13) an den für die Erforschung des Chromatins so günstigen *Ascaris*-Eiern hatte feststellen können, ist der, daß jedes überzählige Chromosoma, das ein Kern erhält, sich auch in den von ihm abstammenden Zellen noch als überzählig nachweisen läßt. Ich gründete auf diese Erfahrung, die sich seither mannigfach bestätigt hat, das »Grundgesetz der Zahlenkonstanz der Chromosomen,« welches lautet (11, S. 175), »daß die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängig ist, aus wievielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat.« Die Tatsache, daß es für jede Organismenform eine typische Chromosomenzahl gibt, erklärt sich danach so, daß der mitotische Prozeß regulärerweise jeder Tochterzelle die gleiche Zahl von Chromosomen zuteilt, die in der Mutterzelle vorhanden war. Über diese Verhältnisse äußert sich Fick (S. 51) folgendermaßen: »Eine Zeitlang glaubte man, daß die Chromosomenzahl in den Körperzellen für jede Organismenart eine ganz bestimmte sei. Freilich wurden schon bald nach Aufstellung jenes ,Gesetzes' Ausnahmen gefunden, namentlich bei Tieren mit leicht zu kontrollierender Chromosomenzahl, wie *Ascaris megalocephala*, fand man ,Varietäten'. Beim Pferdespulwurm schwanken die Angaben der verschiedenen Untersucher sogar um nicht weniger als 300 %, nämlich von 2—6, . . .«

Ob es möglich ist, einem nicht unterrichteten Leser ein unrichtigeres Bild einer Sache zu geben als durch diese Sätze, möchte ich bezweifeln. Denn zunächst wird jeder denken, daß der eine Untersucher diese, der andre jene Zahl, ein dritter wieder eine andre gefunden habe, daß also das Zählen hier eine recht unsichere Sache sei. Und man muß ihm also zunächst sagen, daß alle diese Zahlen von 2—6 von dem gleichen Beobachter festgestellt worden sind. Ist der Leser über diesen ersten Punkt beruhigt, so wird sein zweiter Gedanke sein: es herrscht hier offenbar die größte Gesetzlosigkeit; bald findet man zwei, bald drei, bald vier, fünf oder sechs Chromosomen,

ohne einen Grund dafür angeben zu können. Und es wird ihm sehr einleuchten, daß Fick jenes »Gesetz« mit den ominösen Anführungszeichen versehen hat. Aber auch hier wird er falsch unterrichtet. Weit entfernt, daß diese große Zahlenverschiedenheit das Gesetz gefährdet, ist sie es gerade, auf die das Gesetz gegründet worden ist. Denn erstens ist es nicht so, daß alle diese Zahlen promiscue vorkommen; vielmehr haben wir eine in ungeheurer Überzahl vorkommende typische Zahl, von der die andern nur höchst seltene Abweichungen darstellen; und zweitens wissen wir ganz genau, worin diese Abweichungen ihren Grund haben. Zu seiner imposanten Variabilität von 300 % kommt Fick in erster Linie dadurch, daß er zwei streng auseinanderzuhaltende Tierformen als eine behandelt: *Ascaris megalocephala univalens* und *bivalens*. Es kann nicht dem geringsten Zweifel unterliegen und ist auch, seit ich es 1887 erkannt hatte, von niemandem bezweifelt worden, daß der Pferdespulwurm in zwei Varietäten vorkommt, die ganz selbständig nebeneinander hergehen, die eine immer mit zwei, die andre mit vier Chromosomen, Varietäten, die, wenn sie im gleichen Pferd zusammenkommen, Bastarde liefern können, in denen dann die zu postulierende Zahl drei auftritt (Herla, Zoja). Daß also Fick von diesen »Varietäten« wieder in Anführungszeichen spricht, als wäre dies ein Verlegenheitsausdruck, um unbequeme Tatsachen zu verschleiern, entbehrt jeglichen Grundes.

In eine ganz andre Kategorie, von Fick aber in dem zitierten Passus gar nicht davon unterschieden, gehören nun die Fälle, wo man bei den beiden Varietäten Ausnahmezahlen findet, also z. B. bei der Varietät *bivalens* die Zahlen fünf oder sechs. Ich war imstande, die Ursachen solcher Zahlenabnormitäten vollkommen aufzuklären, worüber in meinen früheren Arbeiten ausführlich berichtet worden ist (7, 9, 11, 13). Andre Autoren, Herla (24), Zoja (37), zur Strassen (34), haben meine Beobachtungen bestätigt und ergänzt. Besonders günstig sind die Fälle, wo infolge tangentialer Stellung der ersten Richtungsspindel ein erster Richtungskörper nicht gebildet wird, dann die zweite Richtungsspindel die doppelte Zahl von Elementen enthält und, da die zweite Teilung regulär verläuft, auch der Eikern sich aus der doppelten Zahl von Chromosomen aufbaut[1]. Kommt

[1] Bei dieser Gelegenheit sei die irrtümliche Bemerkung Ficks (S. 57) berichtigt, wo er sagt, ich und Herla hätten *Ascaris*-Eier gefunden, bei denen »vor der zweiten Reifungsteilung die Kopulation von Ei- und Samenkern eintrat«. Hier sind ohne Zweifel die oben genannten Fälle gemeint, in denen aber

ein normaler Spermakern hinzu, so besitzt das befruchtete Ei ein- und einhalbmal so viele Chromosomen als ein normales, und diese Zahl läßt sich, wie ich gezeigt habe (13), so weit in der Embryonalentwicklung verfolgen, als überhaupt eine Zählung der Chromosomen möglich ist. Diese Fälle eben sind es, wie gesagt, auf denen das Gesetz von der Zahlenkonstanz vor allem beruht.

Freilich scheint Fick die Beweiskraft dieser Feststellungen nicht sehr hoch zu bewerten, wenn er (S. 96) schreibt: »Boveri fand manchmal Eier, bei denen nach seiner Auffassung nur eine Reifungszelle ausgestoßen, die zweite im Ei verblieben war. Diese Eier zeigten bei der Furchungsteilung sechs Chromosomen statt vier. Oder genauer: Boveri nimmt an, daß Eier, bei denen die erste Furchungsspindel sechs statt vier Chromosomen zeigt, solche sind, bei denen die zweite Reifungszelle im Ei verblieben ist«.

Wieder wird sich der nicht genau orientierte Leser denken: eine sehr einfache Art, unbequeme Zahlen durch eine beliebige Annahme aus der Welt zu schaffen. Und er muß überrascht sein, nun zu erfahren, daß es sich hier um Feststellungen handelt von einer Sicherheit, wie sie auf unserm Gebiet leider nicht allzu häufig sind. Denn ich nehme nicht an, daß das fragliche Ei nur einen Richtungskörper gebildet hat, sondern, da die in ihre Schale eingeschlossenen *Ascaris*-Eier ihre Richtungskörper nicht verlieren können, sehe ich es ihnen bis in die spätesten Embryonalstadien an, ob sie einen oder zwei solche Körperchen ausgestoßen haben. Ich vermag weiterhin, dank den so überaus günstigen Bedingungen, in dem nur in Einzahl gebildeten Richtungskörper die Chromosomen zu zählen, und weiß aus dieser Zahl, wie viele Chromosomen in den Eikern eingegangen sein müssen. Und nun kann ich genau voraussagen, wie viele Chromosomen nach der Konstanztheorie in den späteren Stadien vorhanden sein müssen, und diese zu postulierende Zahl ist in der Tat von mir und andern ausnahmslos gefunden worden.

Wie es Fick als von vornherein sehr wahrscheinlich bezeichnet, daß die Chromosomenanordnung in zwei zur Teilung sich anschickenden Schwesterzellen sehr ähnlich ist, so ist ihm auch, trotz der von

beide Reifungsteilungen abgelaufen sind, nur der erste Richtungskörper im Ei verblieben ist. Der wirklich gebildete Richtungskörper ist der zweite. Deshalb, weil nur ein Richtungskörper ausgestoßen worden ist, zu sagen, es sei die zweite Reifungsteilung unterblieben, muß ganz falsche Vorstellungen über den Tatbestand erwecken.

ihm in ein so ungünstiges Licht gerückten Zahlenabnormitäten, die Zahlenkonstanz der Chromosomen etwas eigentlich »Selbstverständliches« (S. 85). Wir können sie, sagt er, »ganz ruhig als ebenso selbstverständlich hinnehmen wie jede andre typische, d. h. immer wiederkehrende organische Erscheinung ...« Und an einer andern Stelle heißt es: »Wir können uns über eine bestimmte Chromosomenzahl bei einer bestimmten Organismenart nicht mehr wundern wie über eine bestimmte Zahl von Staubfäden, Fruchtfächern, Blütenblättern oder der Schwanzfedern bei einer bestimmten Vogelart usw.«

Allerdings muß hinzugefügt werden, daß Fick diesem öfter gebrauchten Wort »selbstverständlich« einmal (S. 86) ein »im gewöhnlichen Sinn« voraussetllt; ein Beisatz, der in der Tat notwendig ist. Denn »selbstverständlich« in einem wissenschaftlichen Sinn ist die Zahlenkonstanz nicht. Man denke an die Oktokorallenpolypen mit ihren stets acht Tentakeln und an die Süßwasserpolypen, bei denen die Tentakelzahl innerhalb ziemlich weiter Grenzen variiert. Wo bleibt da die Selbstverständlichkeit? Und ebensowenig gilt sie für die Chromosomenzahlen. Ich kann mich noch sehr wohl der Zeit erinnern, wo hervorragende Forscher der Ansicht waren, daß die Zahl der Chromosomen in den verschiedenen Zellen und bei verschiedenen Individuen einer Organismenart zwar wohl ungefähr die gleiche sei; aber an eine Gesetzmäßigkeit, wie sie sich in dem oben zitierten »Gesetz der Zahlenkonstanz« herausgestellt hat, schien damals niemand zu denken. Was Fick bei dieser und auch einigen andern cytologischen Tatsachen selbstverständlich nennt, ist sonach nichts andres als die Erscheinung, daß uns ein Faktum so geläufig geworden ist, daß wir im gewöhnlichen Leben nicht mehr darüber nachdenken. Der Hinweis Ficks auf die Zahl der Staubblätter, Schwanzfedern usw. illustriert dies in vorzüglicher Weise. Denn es ist klar, daß in dieser im gewöhnlichen Sinn selbstverständlichen Zahlenkonstanz eines der interessantesten und schwierigsten Probleme der Biologie vorliegt. Und derjenige, der z. B. imstande wäre darzulegen, wie die fünfstrahlige Symmetrie eines Seeigels in einer Organisation des Eies vorausbestimmt ist, hätte etwas Großes geleistet. Vor der Hand gehört aber dieser ganze Kreis von Erscheinungen zu den rätselhaftesten Dingen; und wenn also Fick den Versuch, die Zahlenkonstanz der Chromosomen durch eine bestimmte Hypothese über den Bau des Ruhekerns zu erklären, mit dem Hinweis auf die Zahlenkonstanz der Staubblätter und Schwanzfedern als ganz über-

flüssig hinstellt, so heißt dies, genau betrachtet, nichts andres als: weil wir uns auf dem einen Gebiet keine Erklärung bilden können, brauchen wir auf dem andern auch keine.

Mir scheint, der Vergleich mit den von FICK herangezogenen Erscheinungen kann uns etwas ganz andres lehren als solche Resignation. Wenn wir einem Vogel die Hälfte seiner Schwanzfedern ausreißen, so haben alle seine Nachkommen doch wieder die typische Zahl; nehmen wir dagegen einer Zelle eine bestimmte Zahl von Chromosomen, wie dies z. B. durch mehrpolige Mitosen erreichbar ist, so erhält sich diese reducierte Zahl in allen ihren Abkömmlingen, so weit wir es verfolgen können. Es war mir eine interessante Frage, wie sich FICK mit diesem Unterschied auseinandersetzen würde. Allein er scheint demselben kein Gewicht beizulegen. Wie ihm ohne Zweifel das Wiedererscheinen der Normalzahl der Schwanzfedern trotz beliebiger Verstümmelung der Eltertiere selbstverständlich ist, so ist ihm (S. 97) für die Chromosomen das umgekehrte Verhalten, nämlich das Beharren der verminderten Zahl »das einfachere, leichter erklärliche Verhalten.«

Wie man nun darüber auch denken mag, eines ist sicher: die Zahl der Schwanzfedern eines Individuums ist nicht abhängig von der Zahl entsprechender Gebilde, welche die Eltern bei der Zeugung dieses Individuums infolge von Eingriffen weniger hatten; diese Schwanzfedernzahl muß also in einer uns unbekannten Struktur der Zeugungsstoffe ihren Grund haben, auf welche jene künstliche an den Eltertieren vorgenommene Zahlenänderung ohne Einfluß ist. Die Zahl der Chromosomen aber, die bei einer Teilung auftreten, ist genau abhängig von der Zahl derjenigen Chromosomen, welche dieser Zelle bei der vorigen Teilung zugefallen waren. Damit ergeben sich die beiden Probleme nicht nur als fundamental verschieden, sondern das Kernproblem auch als das unvergleichlich einfachere. Während jenes vorläufig ganz unangreifbar erscheint, zwingt beim Chromatin das Wiederauftreten einmal hergestellter Zahlenabnormitäten zu der Vorstellung, daß sich im ruhenden Kern irgend etwas Zählbares erhält, derart, daß die Zahl der Stücke, in denen dieses Etwas vorkommt, für die Zahl der aus dem Kern herausgehenden Chromosomen bestimmend ist. Das heißt, wir werden durch diese Tatsachen, besonders wenn wir sie mit andern kombinieren (vgl. 16, S. 20), abermals auf die Annahme hingewiesen, daß im Ruhekern individualisierte Gebilde vorhanden sein müssen. Daß diese Individuen die metamorphosierten Chromosomen selbst sind, ist damit noch nicht

gesagt. Das Gesetz der Zahlenkonstanz soll aber auch nicht ein Beweis für die Theorie der Chromosomenindividualität sein, sondern, wie ich es früher schon ausgedrückt habe (16, S. 14), nur deren unerläßliche Basis.

Als einen schlagenden Beweis gegen die Individualitätslehre führt FICK (S. 102) die Chromatindiminution von *Ascaris* an, eine Erscheinung, die, wie er sagt, schon NUSSBAUM (27) mit vollem Recht gegen diese Theorie ins Feld geführt habe. Da FICK übersehen zu haben scheint, was ich (16, S. 29/30) diesem Einwand NUSSBAUMS entgegengehalten habe, sei eine Stelle daraus hier wiederholt. »Wenn die Dinge so lägen, daß aus einem Kern, in den zwei große bandförmige Chromosomen eingetreten sind, ein Haufen winzig kleiner hervorginge, so ließe sich verstehen, daß dieses Faktum gegen die Individualitätstheorie angeführt würde. So aber spielt sich ja alles unter unsern Augen ab; wir sehen in den einen Kern zwei große Chromosomen, in den andern sehr viele kleine eingehen, und nun erst hat die Individualitätstheorie ihre Probe abzulegen und besteht sie glänzend: aus dem Kern, der viele kleine Chromosomen in sich aufgenommen hat, gehen wieder viele kleine, aus dem Kern, der aus zwei großen entstanden ist, wieder zwei große hervor.«

Es wird bei dem Einwand FICKS und NUSSBAUMS immer vergessen, daß die Individualitätstheorie eine Theorie des ruhenden Kerns ist und weiter nichts. Was die Chromosomen tun, so lange wir sie sehen, kann nie ein Einwand gegen die Theorie sein. Zerfällt ein Chromosoma in gesetzmäßiger Weise in lebende Stücke, nun so hat es sich eben vermehrt; verschmelzen zwei zu einem einzigen, nun so haben sie conjugiert. Beides tun die Protozoën, ohne daß es jemandem einfällt, ihre Individualität zu leugnen. Oder wenn ein Scyphostoma in hundert Medusen zerfällt, spricht dies gegen die Individualität der Scyphozoën? Ist nicht das Scyphostoma ein Individuum und die Meduse auch? Warum soll nun auf einmal für das Chromatin diese Betrachtungsweise nicht gelten?

Wie oben gesagt: wenn plötzlich aus einem ruhenden Kern, der zwei Chromosomen aufgenommen hat, viele hervorgehen, da läßt sich der Widerspruch begreifen. So aber, wie der Prozeß verläuft, ist er geradezu unter die Beweismittel für die Theorie einzureihen, und zwar aus folgendem Grund. Wir wissen, daß in allen somatischen Zellen von *Ascaris* nur die kleinen »somatischen« Chromosomen von Bedeutung sind. Warum »manövriert« nun der Kern der ersten Soma-

zelle nicht so, daß sein Chromatin sofort in Gestalt dieser kleinen Körner zum Vorschein kommt? Warum bildet sich zuerst ein Urchromosoma, das dann vor unsern Augen zerfällt, so daß wir in dieser Phase des Zerfalls für jedes somatische Chromosoma angeben können, welchem Abschnitt des Urchromosoma es entspricht?

Ja, etwas noch Auffälligeres habe ich an meinem neuen Material konstatiert. Die zweite und alle folgenden Diminutionen spielen sich, wie ich früher (13) beschrieben habe, im bläschenförmigen Kern ab, und hier war es bisher nicht möglich gewesen anzugeben, in welchem genetischen Verhältnis die kleinen somatischen Chromosomen zu den Urchromosomen stehen, die den Kern gebildet hatten. Nun aber finde ich vierzellige Stadien, wie in Fig. 51 (Taf. XI) eines wiedergegeben ist. P_2 bezeichnet die Stammzelle II. Ordnung, die sich gerade zur Teilung vorbereitet und in ihrem Kern zwei bandförmige Chromosomen darbietet, welche nach unserm Typus 2 gruppiert sind. EMSt ist die Urzelle für Entoderm, Mesoderm und (nach zur Strassens Entdeckung) auch für das Stomodaeum; sie wird bei der bevorstehenden Teilung die Diminution erleiden. Ihre Kernfortsätze, zwei einwertige und ein zweiwertiger, kennzeichnen sie sofort als die Schwesterzelle von P_2. A und B sind die zwei primären Ektodermzellen. Typischerweise, wenn auch nicht sehr häufig, tritt die Diminution schon in der Mutterzelle dieser beiden Blastomeren ein, gewöhnlich aber erhalten die beiden Zellen A und B zunächst noch ursprüngliche Kerne, und diese werden dann zugleich mit dem von EMSt diminuiert. Zwischen diesen beiden Modi gibt es Übergänge (vgl. 13, S. 420), und ein solcher liegt in unserm Falle vor. Das eine der vier Schleifenenden ist schon in der Mutterzelle abgestoßen worden; sowohl in A wie in B liegt ein mit $\times$ bezeichneter Rest dieses Endes. Die beiden Kerne von A und B haben demgemäß nur noch drei Schleifenenden, jedes in einem wohlausgeprägten Fortsatz gelegen. Wie genau alle diese Tatsachen den oben vertretenen Anschauungen entsprechen, sei nur nebenbei erwähnt. Was uns hier an der Figur interessiert, ist dieses, daß die in Bildung begriffenen kleinen somatischen Chromosomen in den drei zur Diminution bestimmten Kernen deutlich zu Reihen angeordnet sind. Im Kern der Zelle B lassen sich mit voller Klarheit zwei solche Körnchenreihen verfolgen; die eine endigt beiderseits in einem Schleifenende, die andre führt auf der einen Seite zu dem dritten Schleifenende, während sie mit dem andern Ende frei ausläuft, indem eben dieses Ende, wie erwähnt, schon bei der vorigen Teilung verloren gegangen war.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese hintereinander aufgereihten Körnchen sich vollkommen voneinander lösen und also bei der Kernauflösung als selbständige Stücke herauskommen werden, um dann jene scheibenförmige Äquatorialplatte mit gleichmäßiger Verteilung der Elemente zu formieren, wie solche oft abgebildet worden sind. Im Kern der Zelle A hat der Zerfall der Ketten bereits begonnen. Und hier muß man also wieder fragen: wenn die Bildung der in der Mitose unterscheidbaren Chromosomen nichts als ein taktisches Manöver ist, welches die ungeordneten Teilchen des Ruhekerns zu zweckmäßigen, für die Teilung bestimmten Formationen sammelt, warum machen die Chromosomen zuerst jenes zwecklose Kettenmanöver? Warum imitieren sie durch diese Aufstellung in der Zelle B noch einmal ganz deutlich den Verlauf der Urchromosomen? Ich sehe keine andre Antwort auf diese Frage als die, daß auch in diesen Fällen, wo die kleinen somatischen Chromosomen im noch intakten Kernbläschen auftreten, sie nicht aus einem formlosen Magma sich herausdifferenzieren, sondern daß jedes einem bestimmten Abschnitt der Urchromosomen entspricht, die sich, für unsre Mittel unerkennbar, durch den Zustand der Kernruhe hindurch erhalten haben.

Betrachten wir nun die noch übrigen »Gründe und Beweise«, die Fick gegen die Individualitätslehre vorbringt, so sind es die Zustände in den Keimbläschen großer Eizellen, die Existenz der Chromidien, das Abwechseln von Mitose und Amitose und endlich gewisse Experimente Nussbaums an Protozoën.

Bezüglich der Argumente, die Fick den Zuständen in den Keimbläschen großer Eier entnimmt, erlaube ich mir auf das zu verweisen, was ich in meiner vorigen Arbeit (18, S. 232) hierüber gesagt habe. Auch werde ich unten noch auf diesen Punkt zurückzukommen haben. Ficks Ansicht, daß auch das Auftreten von »Chromidien« gegen die Individualitätstheorie spreche, entbehrt für die Metazoën, auf die allein Fick sich zu beziehen scheint, jeder Begründung; er hat auch gar nicht versucht, eine solche zu geben. Anders ist es bei den Protozoën. Schon früher habe ich es als fraglich bezeichnet (16, S. 22), »ob das, was wir aus dem Verhalten der Chromosomen bei den höheren Tieren und Pflanzen abgeleitet haben, schon für die niedersten Einzelligen gilt«. Die mancherlei Erfahrungen, die seither gemacht worden sind, können diesen Zweifel

nicht vermindern. Wie, ja ob überhaupt der Chromatincyclus, den wir bei vielen Protozoën finden, sich mit demjenigen der Metazoën in Einklang bringen läßt, ist eine zur Zeit unlösbare Frage. Aber wir sind ja längst daran gewöhnt, und es ist sogar eine notwendige Erscheinung bei allen Zuständen, die auf einer Evolution beruhen, daß die Gesetzlichkeiten, die wir für ein beschränktes Gebiet als gültig erkannt haben, nicht allumfassend sind. Wenn also von mehreren Seiten das Verhalten der Chromidien bei Protozoën, d. h. die Art und Weise, wie aus solchem diffusen Chromatin sich wieder Kerne differenzieren, die sich mitotisch teilen, gegen die Individualitätslehre angeführt wird, so ist die Berechtigung dieses Einwands für die Protozoën selbst einstweilen wenigsten, zuzugeben. Aber wenn unsre Lehre für die Protisten nicht gilt, so ist damit nicht gesagt, daß sie auch bei den Metazoën und Metaphyten nicht gelten könne.

Verzichtet die Theorie auf die Protozoën, so braucht sie sich auch mit dem von Fick angeführten Argument, das Nussbaum (27) aus gewissen Versuchen über künstliche Teilung von Infusorien entnommen hat, nicht auseinanderzusetzen. Und es sei deshalb nur bemerkt, daß diese Versuche Nussbaums, selbst für das Tier, an dem sie angestellt worden sind (*Gastrostyla*), nichts gegen die Individualitätstheorie beweisen. Denn daß ein Infusorium, dem man von seinen vier Makro- und vier Mikronuclei ein solches Paar gelassen hat, seinen typischen Kernbestand zu regenerieren vermag, ist auch unter der Annahme einer Individualität der Chromosomen durchaus begreiflich.

Ein oft wiederholtes Argument gegen unsre Lehre, von Fick gleichfalls wieder vorgebracht, ist das Auftreten von Mitosen im Gefolge von amitotischer Teilung. Hierzu ist vor allem zu sagen, daß, soweit höhere Tiere und Pflanzen in Betracht kommen, alle hierauf bezüglichen Angaben höchst unsicher sind. Ich habe dies speziell gegenüber den Deutungen Childs (20) in meiner vorigen Arbeit (18, S. 234) eingehend dargelegt. Nun ist aber noch hinzuzufügen, daß das Vorkommen einer mitotischen nach einer direkten Kernteilung nicht notwendig der Individualitätstheorie widersprechen muß. Wenn sich ein Kern durch einfache Durchschnürung in zwei gleich große Tochterkerne teilt, so wird jeder dieser Kerne nach der Individualitätslehre (in ihrer gewöhnlichen Fassung) ungefähr die Hälfte der Chromosomen des Mutterkerns erhalten; möglicherweise werden einige bei der Durchschnürung zerrissen und gelangen

zum Teil hierhin, zum Teil dorthin. Solche Bruchstücke könnten entweder zugrunde gehen oder als solche weiterleben, vielleicht sogar sich regenerieren. Ist nun ein solcher Teilkern überhaupt lebensfähig, was bei Kernen mit lauter essentiell gleichwertigen Chromosomen nach meinen Feststellungen über die Entwicklung merogonischer Keime durchaus wahrscheinlich ist, dann ist kein Grund einzusehen, warum er sich, wenn die nötigen protoplasmatischen Bedingungen gegeben sind, nicht wieder mitotisch teilen sollte. Nur die Zahl der Chromosomen in dieser Teilung dürfte nicht mehr die gleiche sein, sondern nur etwa die Hälfte betragen.

Bei Kernen mit Chromosomen, deren jedes eine andre Qualität besitzt, wäre sogar noch eine andre Möglichkeit gegeben. Wie wir eine Anzahl verschiedener Flüssigkeiten, die sich nicht miteinander mischen, in zweierlei Weise teilen können, einmal nämlich dadurch, daß wir sie durcheinanderschütteln und das ganze Quantum halbieren, und andrerseits so, daß wir sie sich nach ihrem verschiedenen Gewicht übereinanderschichten lassen und jede Schicht für sich in zwei Portionen teilen, so könnte auch in Kernen mit lauter verschiedenwertigen Chromosomen Mitose und Amitose wesentlich den gleichen Effekt haben. Voraussetzung wäre nur, daß sich im ruhenden Kern die feinsten Teilchen aller Chromosomen so durcheinandermischen, daß jede Durchschneidung des Kerns einer jeden Hälfte ungefähr die gleiche Anzahl von Teilchen eines jeden Chromosoms zuweist. Bei der nächsten Mitose würden sich alle zusammengehörigen Teilchen wieder in einem Chromosoma sammeln, und so müßte wieder die typische Chromsomenzahl auftreten. Ich habe schon einmal darauf hingewiesen (18, S. 230), daß selbst eine solche völlige Auflösung und Durchmischung aller Chromosomen sich im Rahmen der Individualitätstheorie hält, falls nur alle von einem Chromosoma stammenden Teilchen eine gewisse Affinität für einander besitzen, so daß sie sich beim neuen Sammeln immer wieder in einem Körper zusammenfinden.

Dies wäre also eine Möglichkeit, wie sogar bei Erhaltung der typischen Chromosomenzahl ein Wechsel von amitotischer und mitotischer Teilung mit der Individualitätslehre in Einklang gebracht werden könnte. Und wenn ein solches Verhalten bei Protozoën angenommen werden dürfte, ließen sich vielleicht sogar die hier bestehenden komplizierten Chromatincyclen unsrer Theorie einordnen.

Ich glaube, daß ich im vorstehenden alle auf Tatsachen sich gründenden Einwände FICKS berücksichtigt habe. Durch alle seine Erörterungen ziehen sich nun aber gewisse Argumente logischer Natur, die gleichfalls noch etwas näher betrachtet werden müssen.

In der »Individualitätstheorie« arbeiten wir mit zwei Begriffen, dem des Individuums, bzw. der Individualität, und dem der Theorie. Niemand kann zweifeln, daß ein Forscher wie R. FICK genau weiß, was diese Begriffe bedeuten; allein in unserm Fall, wo er es als seine Aufgabe ansieht, eine von ihm mißbilligte Lehre zu vernichten, vergißt er beständig auf den Sinn dieser Worte. Dies mag an einigen Beispielen erläutert sein, zunächst für den Begriff der »Theorie«.

Auf Seite 106 heißt es: »Der nächstliegende Einwand gegen die Erhaltungslehre ..... ist selbstverständlich das allgemein bekannte ‚Ruhestadium' der Kerne, in dem keine Spur von Chromosomenindividuen zu sehen ist und nur durch künstliche Auslegung der mikroskopischen Bilder die Erhaltung der Chromosomen behauptet werden kann«[1]).

Und auf Seite 93 heißt es: »Übrigens wäre selbst eine wirklich ganz identische Chromosomenanordnung in zwei Schwesterkernen kein Beweis für die direkte Entstehung aus einer identischen Anordnung in der vorhergehenden Äquatorialplatte, denn dazwischen liegt ein Ruhestadium, in dem ja auch nach BOVERI von Chromosomen nicht die Spur zu sehen ist«.

Damit wird die ganze Sache auf den Kopf gestellt. Das ist ja gerade der Punkt, um den es sich handelt, daß man im ruhenden Kern nichts sieht. Sähe man hier die einzelnen Chromosomen, dann brauchte man keine Theorie. Das Wesen der Theorie ist doch eben dieses, einen Tatbestand, der nicht direkt sinnlich erfaßbar ist, auf Umwegen zu erschließen. Die Individualitätstheorie ist ja nichts andres als ein Versuch, in dem ruhenden Kern etwas, was man nicht darin sieht, als doch darin vorhanden zu erweisen.

---

[1]) In der Fortsetzung des oben zitierten Passus sagt FICK: »Die meisten Autoren gehen bei der Verteidigung der Erhaltungslehre über dieses Stadium stillschweigend oder mit allgemeinen Ausdrücken ohne klare Darstellung ihrer Vorstellung von der Sachlage hinweg. GRÉGOIRE ist der erste, der eine scharfe klare Darstellung .... gegeben hat, ...« Ich muß demgegenüber darauf hinweisen, daß die von GRÉGOIRE geäußerten Vorstellungen prinzipiell nichts andres sagen, als was mit aller Deutlichkeit in meinen Arbeiten von 1887 und 1888 (6, 9) ausgesprochen ist.

Ihr nun vorzuwerfen, daß man es nicht sieht, ist ganz ebenso, wie wenn man die Atomtheorie durch die Konstatierung widerlegen wollte, daß man die Atome nicht sieht[1].

In ganz ähnlicher Weise mißversteht Fick, worauf ich schon früher (18, S. 230) hingewiesen habe, den Begriff des »Individuums«, und dies ist von noch übleren Folgen. Er wird gewiß damit einverstanden sein, daß man den Schmetterling das gleiche Individuum nennt wie die Raupe, aus der er sich metamorphosiert hat, er wird den erwachsenen Menschen das gleiche Individuum nennen wie den Embryo, der zu diesem Menschen herangewachsen ist, und auch gegen den Ausdruck, daß ein Mensch mit einem vor Jahren verschollenen Kind als identisch erklärt wird, dürfte er nichts einzuwenden haben. Das heißt, er wird in allen diesen Fällen zugeben, daß zum Begriff des Individuums nicht Unveränderlichkeit, nicht eine dauernde Identität im mathematischen Sinn gehört, sondern daß wir ein organisiertes Gebilde noch als das gleiche Individuum bezeichnen, wenn auch kein Teilchen mehr das gleiche ist, wenn Größe und Gestalt und alle Funktionen sich fundamental geändert haben.

All diesem, wie gesagt, wird auch R. Fick zustimmen. An die »Individuen« aber, die ich und andre im Kern annehmen, stellt er ganz andre Anforderungen; Anforderungen, die unerfüllbar sind und mit deren Unerfüllbarkeit dann natürlich auch die Theorie für ihn fällt.

So führt er (S. 108) die Angaben Grégoires an, daß die Chromosomen beim Übergang aus den Tochtersternen in den Ruhekern und von da in den neuen Mutterstern nicht nur Änderungen der Gestalt, sondern auch des Chemismus erleiden. Und er fügt hinzu, daß durch diese Beobachtungen die Permanenz der Chromosomenindividuen besonders unwahrscheinlich gemacht werde. In Wirklichkeit aber sind die genannten Beobachtungen für diese Hypothese ohne jeden Belang.

Ein andres Beispiel findet sich auf Seite 102—103. Fick bespricht hier die Anschauung C. Rabls, daß sich die Chromosomen

---

[1] Es mag hier nicht ohne Interesse sein, wenn ich auf einen Satz hinweise, den H. A. Lorentz in seiner Gedächtnisrede auf Ludwig Boltzmann (Verh. d. Deutschen physikal. Gesellsch. IX. Jahrg. 1907, S. 215) geschrieben hat: »Die reale Existenz der Moleküle und Atome steht, alles zusammengenommen, wohl kaum weniger fest als z. B. das wirkliche Vorhandensein des Eisens in der Sonnenatmosphäre«.

mit dem Zellprotoplasma, und gerade durch dessen Einfluß verändern[1]), und ist der Meinung, daß sich RABL damit aufs klarste »gegen die Individualitätserhaltung« ausspreche. Es heißt dann noch ausführlicher: »wenn sich die Chromosomen formell und funktionell ändern, wenn also weder für die Form noch für die Funktion Permanenz besteht, dürfte es schwer anzugeben sein, was sich an ihnen erhält«. Man braucht nur die Worte »Raupe — Schmetterling« auszusprechen, um sich die Nichtigkeit dieses Arguments zu vergegenwärtigen.

Auf Seite 105 sagt FICK: »Ich begrüße diese Ausdrücke ‚Chromoplasten' und ‚Prochromosomen', weil die besondere Benennung der Annahme der Individualitätserhaltung logisch widerspricht. Es geht doch nicht an, daß man sagt, die Prochromosomen seien identisch, seien die gleichen Individuen wie die späteren Chromosomen, denn sonst hätte es ja keinen Sinn, sie anders zu benennen«. Raupe — Schmetterling.

Auf Seite 112 endlich berichtet FICK, daß mir in meinem Aufsatz von 1904 (16) das Versehen zugestoßen sei, daß ich ausdrücklich von einer »Identität« der Chromosomen mit denen der vorausgehenden Teilung gesprochen habe. Ich brauche kaum zu sagen, daß dies kein Versehen ist, sondern daß ich diesen Ausdruck an jener von FICK bemerkten Stelle wie an andern mit voller Absicht gebraucht habe. Denn in der Tat, dies gerade ist der Kernpunkt der Individualitätslehre, daß sie jedes einzelne aus einem Ruhekern hervorgehende Chromatinelement mit einem bestimmten der in den Kern eingegangenen Elemente identifiziert. Und darum ist es eben unrichtig, wenn FICK (S. 79) in einer Satz für Satz anfechtbaren, kurzen historischen Skizze E. VAN BENEDEN und C. RABL

---

[1]) Bei dieser Gelegenheit sagt FICK (S. 103): »Während man bisher, auch BOVERI in seiner Arbeit über ‚Protoplasmadifferenzierung als auslösender Faktor für Kernverschiedenheit', nur von Beeinflussung der ‚Kernsubstanz' im allgemeinen durch das Zellprotoplasma gesprochen hat, ging RABL weiter und stellte die geistvolle Hypothese auf, daß das Zellprotoplasma speziell auf die Chromosomen einen Einfluß ausübt«. — Hätte FICK beim Niederschreiben dieser Stelle außer dem Titel meiner vier Seiten langen Mitteilung nur noch den ersten Satz gelesen, so hätte er gefunden, daß es sich in meinem Aufsatz, wie bei jenen späteren Erörterungen RABLS, ausschließlich um die Chromosomen handelt. Nur darin besteht zwischen RABLS und meinen Darlegungen ein Unterschied, daß RABL lediglich eine Vermutung zu bieten vermochte, während ich einen bestimmten Einfluß des Protoplasmas auf die Chromosomen von *Ascaris* wirklich nachgewiesen hatte.

als die Urheber der Individualitätshypothese nennt. Ich habe erst vor kurzem Veranlassung gehabt (18, S. 229), RABLS Verhältnis zu dieser Lehre, unter Betonung seiner hervorragenden Verdienste um dieselbe, zu beleuchten. Was aber E. VAN BENEDEN anlangt, so hat er (3, 1883) lediglich die Vermutung ausgesprochen, es sei möglich, daß sich das väterliche und das mütterliche Chromatin dauernd voneinander getrennt halten. Er meint, wenn in der Entwicklung von *Ascaris* immer wieder vier Chromosomen auftreten, dann sei es wahrscheinlich, daß zwei davon väterlich seien, zwei mütterlich. Daß aber jedes väterliche ein reiner Abkömmling eines bestimmten väterlichen der vorausgehenden Zellgeneration sei und ebenso jedes mütterliche ein Abkömmling eines bestimmten mütterlichen, dies ist nirgends gesagt. Und daß dies nicht selbstverständlich ist, wie man es von dem jetzt erreichten Standpunkt aus so leicht hineininterpretiert, geht mit voller Klarheit daraus hervor, daß VAN BENEDEN vier Jahre später seine ersten Vorstellungen dahin ergänzte, daß er jede der vier Schleifen der zweiten Furchungsteilung aus den Hälften je zweier Tochterschleifen der ersten Teilung — freilich irrtümlicherweise — zusammengesetzt sein ließ, was der Individualitätslehre widerspricht. VAN BENEDEN änderte damit seinen alten Standpunkt nicht; immer noch hält er es (S. 49) für wahrscheinlich, daß sich die väterlichen und mütterlichen Anteile voneinander unabhängig halten, daß zwei Schleifen väterlich und zwei mütterlich sind. Damit dürfte endgültig gezeigt sein, daß diese letztere Annahme die Individualitätstheorie nicht involviert[1]). Im übrigen aber hat der Ausdruck »begründen«, wo es sich um die Begründung einer Theorie handelt, doch auch etwas mit »Gründen« zu tun; und es bleibt also noch zu bedenken, welche Gründe VAN BENEDEN für seine Vermutungen hat beibringen können. Dabei bin ich der letzte zu verkennen, welchen unvergleichlichen Impuls E. VAN BENEDEN durch seine Entdeckungen von 1883 diesem wie allen andern Chromatinproblemen erteilt hat, so daß von seiner Arbeit eine neue Epoche auf diesem Wissensgebiet zu datieren ist.

---

[1]) Bei der irrigen Interpretation der Äußerungen VAN BENEDENS scheint der Umstand eine Rolle zu spielen, daß man, auf Grund einer später üblich gewordenen Terminologie, bei den Worten »éléments paternels et maternels« unwillkürlich an die väterlichen und mütterlichen Chromosomen denkt, während VAN BENEDEN mit diesen Ausdrücken nur ganz allgemein die chromatischen Bestandteile väterlicher und mütterlicher Herkunft bezeichnet.

Schon früher (18, S. 230) habe ich der ersten kritischen Schrift FICKS gegenüber darauf aufmerksam gemacht, daß er bei seinen Einwänden die Begriffe »individualisiert« und »individuell« nicht genügend auseinanderhält. Dieses Mißverständnis zeigt sich auch wieder in seiner letzten Schrift. Hier beginnt der Abschnitt über die Individualitätshypothese mit einem Kapitel (S. 79): »Wesen der Individualität der Chromosomen«. Nach meiner Ansicht müßten hier die Vorstellungen besprochen werden, wie sie z. B. von mir im Jahr 1887 (6) kurz dargelegt worden sind, wonach die Bestandteile eines jeden Chromosomas in einer gewissen engeren Beziehung stehen, so daß sie auch im Ruhekern ihre Zusammengehörigkeit bewahren und sich von den übrigen unabhängig halten. Das einzige aber, was FICK in diesem Kapitel behandelt, ist die »Hypothese der Qualitätsverschiedenheit der einzelnen Chromosomen«. Diese Hypothese hat aber mit der Individualitätshypothese direkt gar nichts zu tun. Die Chromosomen eines Kerns mögen »identischer« sein als ununterscheidbare eineiige Zwillinge, sie mögen individuell absolut gleich sein, so wird damit ihre »Individualität«, d. h. die Frage, ob jedes ein »Individuum« im Sinn der Biologie sein kann, gar nicht berührt.

Eines freilich ist richtig. Die in den letzten Jahren gewonnenen Anzeichen, daß in manchen Kernen die Chromosomen essentiell verschieden sind, die Feststellungen, daß diesen durch Experimente erschlossenen physiologischen Unterschieden morphologische entsprechen, und endlich die Nachweise, daß diese morphologischen Verschiedenheiten in den aufeinanderfolgenden Zellgenerationen in gleicher Weise wiederkehren, dies sind mit die wertvollsten Stützen, welche die Individualitätstheorie in neuerer Zeit gewonnen hat. Und darum mag zum Schluß noch betrachtet werden, was FICK gegen die Hypothese einer essentiellen qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen einzuwenden hat.

Nach Erwähnung meiner Versuche mit dispermen Seeigeleiern schreibt er (S. 80): »Es wäre sehr wohl denkbar, daß das eine Spermosom sich als adäquater, das andre als störender erweist oder daß die Zeit der Kopulation einen Einfluß hat, z. B. insofern, als vielleicht ein überzähliges Spermosom nichts mehr schaden kann, wenn der erste Spermakern schon mit dem Eikern kopuliert hat usw. Derartige Gründe ließen sich noch eine große Anzahl ausdenken, die, wie mir scheint, mindestens ebenso große Wahrscheinlichkeit haben als die Qualitätshypothese BOVERIS«.

Daß diese Einwände nicht zutreffen, wäre schon aus meiner ersten Mitteilung über die Entwicklung dispermer Seeigeleier (15) zu entnehmen gewesen. Der Fall, daß nur der eine Spermakern mit dem Eikern kopuliert, ist bei Seeigeln nicht selten anzutreffen, und doch, obgleich nun nach Fick der überzählige Spermakern nicht mehr schaden dürfte, entwickelt sich die Mehrzahl dieser Eier pathologisch. Im übrigen lehrt die von mir festgestellte, viel günstigere Entwicklung der dreiteiligen dispermen Eier gegenüber den vierteiligen, daß ein gegenseitiges Stören der beiden Spermakerne für die pathologische Entwicklung unmöglich verantwortlich gemacht werden kann, und ebenso wenig die zeitlichen Verhältnisse ihrer Kopulation mit dem Eikern.

Fick scheint selbst empfunden zu haben, daß die Überlegenheit der Dreier über die Vierer seine Erklärungsversuche ausschließt, indem ja das, was nach diesen seinen Vermutungen die pathologische Wirkung verursachen würde, sich bei beiden Typen der dispermen Entwicklung gleich verhält. Aber er beseitigt diese Skrupel dadurch, daß er der Erwähnung meiner in Rede stehenden Ergebnisse den Satz folgen läßt: »Demgegenüber könnte man wohl in erster Linie einwenden, daß die Anzahl der in dieser Hinsicht gemachten einwandfreien Beobachtungen doch vielleicht noch nicht hinreichend groß ist, um weitgehende Schlüsse darauf zu bauen.«

Was nun das »einwandfrei« anlangt, so wüßte ich nicht, welchen Einwänden Beobachtungen ausgesetzt sein könnten, bei denen es sich um nichts andres handelt, als Eier sich ungestört entwickeln zu lassen und die entstehenden Larven auf ihre Normalität zu prüfen. Bleibt also die von Fick hervorgehobene *zu geringe Zahl der Beobachtungen*: und hier wäre es, um dem Leser über die Berechtigung dieses Bedenkens ein eigenes Urteil zu ermöglichen, wohl richtiger gewesen, wenn Fick, statt jene unbestimmte Wendung zu gebrauchen, *die ihm bekannten Zahlen meiner Züchtungsobjekte* mitgeteilt hätte, nämlich 695 dreiteilige und 1170 vierteilige Eier. Schon der zehnte Teil dieser Zahlen hätte genügt, um die für meine Schlüsse so wichtige Überlegenheit der Dreier über die Vierer mit voller Sicherheit feststellen zu lassen.

Mein Resultat, daß die verminderte Chromosomenzahl an sich nicht schuld sein könne an der pathologischen Entwicklung der meisten dispermen Keime, weil bei der Merogonie nach meinen Feststellungen sogar die Hälfte der typischen Chromosomenzahl zu normaler Entwicklung genügt, sucht Fick durch folgende Sätze (S. 81)

zu entkräften: »Es liegen aber, soviel mir bekannt ist, noch keine umfangreicheren Versuche auf diesem Gebiet vor, die beweisen, daß bei Merogonie- und Parthenogeneseversuchen nicht etwa doch ein höherer Prozentsatz normaler Produkte erzeugt wird, wenn die Chromosomenzahl mehr als die Hälfte beträgt. Daß ab und zu wohl ein solches abnormes Ei den Anfang der Entwicklung durchsetzt, trotz stark reduzierter (etwa halbierter) Chromosomenzahl, scheint mir nämlich noch kein Beweis dafür zu sein, daß die experimentelle oder sonst abnorme Verminderung der Chromosomenzahl oder des Chromatinbestandes die Zelle nicht schädigt. Es scheint mir ebensowenig ein Beweis dafür zu sein wie die Tatsache, daß glücklicherweise doch immerhin eine große Zahl von Patienten, die vom Typhus befallen sind, durchkommen und wieder normal werden, ein Beweis dafür ist, daß der Typhus nicht für pathologische Erscheinungen verantwortlich gemacht werden kann.«

Darauf ist folgendes zu erwidern. Erstens habe ich nie behauptet, daß irgendwelche Verminderung des Chromatinbestandes die Zelle nicht schädigt, sondern das Gegenteil.

Zweitens ist mir unverständlich, was Fick damit sagen will, daß bei der Merogonie vielleicht ein höherer Prozentsatz normaler Produkte entsteht, wenn die Chromosomenzahl mehr als die Hälfte beträgt. Denn ein merogonisches Objekt ist eben gerade ein solches, bei welchem nicht mehr als die Hälfte der Chromosomen vorhanden sind, nämlich nur diejenigen des Spermakerns.

Drittens habe ich (12 und 17) eine genügende Zahl merogonischer Seeigellarven isoliert aufgezüchtet, und ich habe in Massenkulturen, nach dem untrüglichen Merkmal der viel geringeren Kerngröße, so viele merogonische Plutei von tadelloser Form und Gesundheit gesehen, daß an ihrer vollkommenen Entwicklungsfähigkeit bis zu dem im Aquarium ohne Nahrung erreichbaren Stadium kein Zweifel bestehen kann.

Wenn also Fick sagt, daß ab und zu ein solches Ei den Anfang der Entwicklung durchsetzt, so ist zu dieser ungünstigen Beurteilung kein Grund vorhanden. Ganz verfehlt aber ist der Vergleich mit den glücklicherweise genesenden Typhuskranken. Denn die sich entwickelnden merogonischen Objekte sind ja nie krank, um dann wieder gesund zu werden, sondern sie zeigen sich auf allen Stadien völlig gesund. Der Vergleich mit dem Typhus scheint mir aber noch aus einem andern Grund unglücklich. Wenn bei der Merogonie überhaupt auf Verhältnisse des menschlichen Organismus

exemplifiziert werden soll, dann muß man nicht einen Fall nehmen, wo dem Organismus etwas zugefügt wird — nämlich Typhusbazillen —, sondern wo ihm etwas genommen wird, z. B. die eine Niere. Und hier lautet der Schluß dann gerade umgekehrt wie der von Fick: mögen bei dieser Exstirpation auch unglücklicherweise einige Menschen sterben, so ist doch durch die gelungenen Fälle ganz generell bewiesen, daß der Mensch mit nur einer Niere normal zu existieren vermag. Die Fälle mit schlechtem Ausgang sind stets durch eine Nebenerscheinung verursacht. Und so ist es eben auch bei der Merogonie; diejenigen merogonischen Eifragmente, die frühzeitig absterben oder pathologisch werden, leiden nicht darunter, daß sie nur die Hälfte der typischen Chromatinmenge besitzen; sondern es sind die mit der Zerstückelung des Eiprotoplasmas verbundenen Schädigungen, oder es ist der Mangel spezifischer Plasmazonen (14, 15), woran der Keim zugrunde geht oder was seine Weiterentwicklung von einem bestimmten Stadium an unmöglich macht. Und da, um nun auf die dispermen Keime zurückzukommen, der abnorm geringe Kernbestand in diesen Keimen gänzlich ohne jene bei der Merogonie unvermeidlichen Eingriffe hergestellt wird, so muß geschlossen werden, daß die Verminderung der Chromatinmenge bis zur Hälfte des Normalbestandes an sich bei der Dispermie nicht schädlich sein kann. Welche sonstigen Erwägungen diesen Schluß bekräftigen, ist in meiner ausführlichen Arbeit (18) dargelegt.

Fick sagt weiter (S. 82): »Auch zur Strassen ist gegen die essentielle Qualitätsverschiedenheit der Chromosomen in Boveris Sinn.« — Es ist mir jedoch keine Stelle bekannt, wo sich zur Strassen über meine hierauf bezüglichen Versuche geäußert oder die von mir daraus gezogenen Schlüsse abgelehnt hat. Für *Ascaris*, das Objekt zur Strassens, habe ich ja selbst (19) die Anschauung zu begründen gesucht, daß alle generativen Chromosomen essentiell gleichwertig sind, wie diese Lehre, daß die Chromosomen nur individuell (genealogisch) verschieden seien, überhaupt von mir zuerst ausgesprochen worden ist (11). Ausdrücklich habe ich später betont (16), daß mit dem Nachweis einer essentiellen Chromosomenverschiedenheit bei Echiniden eine solche keineswegs auch für andre Organismen behauptet sei. Ficks Argument aus dem Standpunkt zur Strassens ist also bedeutungslos.

Und das gleiche gilt natürlich, wenn Fick (S. 83) gar noch gewisse Versuche von M. Nussbaum (28) über die künstliche Teilung von Infusorien gegen meine Versuche an Echiniden ins Feld

führt, ganz abgesehen davon, daß diese NUSSBAUMschen Experimente nicht einmal für die Infusorien, an denen sie angestellt sind, eine Gleichwertigkeit aller Teile des Nebenkerns beweisen.

Die von FICK genannten Einwände C. RABLS (31) endlich habe ich in meiner ausführlichen Arbeit (18, S. 225) bereits zurückgewiesen.

Noch ein Argument wird von FICK beigebracht in folgendem Satz (S. 83): »Auch die Tatsache, daß es normale parthenogenetische Tiere gibt mit reduzierter Chromosomenzahl, die ganz gleiche Erbmerkmale haben wie die mit der ‚Normalzahl' der Chromosomen schließt wohl eigentlich die Richtigkeit der Hypothese der verschiedenen Qualität des Chromosoms (sic) in ihrer bisherigen Fassung direkt aus.«

Auch dieser Einwand ist mir völlig unverständlich. Es sei ganz davon abgesehen, daß auch für diese in Frage stehenden parthenogenetischen Organismen die Lehre von der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen nicht notwendig gelten muß. Aber was sollen sie gegen diese Lehre beweisen und besonders gegen diese Lehre in ihrer bisherigen Fassung? Diese Fassung besagt doch gerade, daß in jedem Vorkern alle Chromosomenarten mindestens in einfacher Zahl vertreten sind und daß, wenn diese Kombination vorhanden ist, normale Entwicklung folgt. Die Entwicklung parthenogenetischer Eier mit dem weiblichen Vorkern allein steht also mit der Lehre von der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen, wie ich sie formuliert habe, in vollstem Einklang.

So wird man auch an dieser Theorie einstweilen festhalten dürfen, und die Lehre von der Chromosomenindividualität wird sich auch weiterhin der hierin liegenden Stütze erfreuen können.

Wenn ich nun noch einmal die ganze Behandlungsweise überblicke, welche die Individualitätslehre in dem Referat R. FICKS erfahren hat, so glaube ich die Behauptung vertreten zu können, daß da nicht ein Kritiker gesprochen hat, der unvoreingenommen Licht und Schatten verteilt, sondern daß wir es mit einer Parteischrift zu tun haben, vom Standpunkt eines äußersten Negativismus.

Wenn man unbefangen das hier gegebene Problem betrachtet, so ist jedenfalls das Eine sicher, daß die Individualitätslehre die einfachste Annahme enthält, die man machen kann, um die Tatsachen, welche das Studium der Mitose von den Chromosomen kennen gelehrt

hat, einheitlich aufzufassen. Die allgemeine Zahlenkonstanz der Chromosomen und die Erhaltung einmal hergestellter abnormer Zahlen, die Wiederkehr gleicher Größen und Formen in konstanter Zahl in aufeinanderfolgenden Mitosen, das Verhalten der Chromosomen in Bastarden, die Übereinstimmung der Chromosomengruppierung vor und nach dem Ruhestadium, der Zeitpunkt und die Modalitäten, unter denen in den Fortpflanzungszellen die Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte stattfindet, all dies ist sofort einheitlich erklärt, wenn wir berechtigt sind, das sogenannte Ruhestadium der Kerne, mag es auch von noch so langer Dauer sein, als ein Intermezzo aufzufassen, während dessen in einer für unsre jetzigen Hilfsmittel nicht erkennbaren Weise dasjenige fortbesteht, was wir vor- und nachher mit aller Deutlichkeit zu erkennen vermögen. Child (20, S. 293) meint, es sei fraglich, ob die Individualitätshypothese nicht Annahmen metaphysischer Natur einschließe. Ich glaube, er sucht etwas andres hinter ihr, als sie ausdrücken will. Ich selbst kann in dieser Hypothese lediglich das Zugeständnis finden, daß es sowohl Unterschiede und Grenzen als auch Zusammenhänge geben kann, wo wir zur Zeit keine sehen.

Welche unwiderstehliche Überzeugungskraft den Argumenten zukommt, die wir für die Individualitätstheorie besitzen, dafür gibt es vielleicht kein besseres Zeugnis, als daß R. Fick, so heftig er diese Anschauung bekämpft, sich doch an mehreren Stellen als ganz in ihr befangen zu erkennen gibt. So schreibt er (S. 74) gelegentlich der Angaben über gonomere Kernzustände: »Man könnte sich denken, daß der Mechanismus der Furchungskerne bei manchen Organismen noch nicht ganz einheitlich, harmonisch funktioniert, sondern noch unter der Entstehung aus zwei Kernen leidet und es so zu Andeutungen einer Zweiteiligkeit kommt, trotzdem sich die väterlichen und mütterlichen Chromosomen bereits vermengt haben und daher die eine oder die andre oder gar beide Chromosomengruppen beiderlei Chromosomenarten enthalten.« — Wenn hier Fick in Furchungsstadien von einer »Vermengung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen« spricht, so ist er damit, ohne es zu bemerken, ein Anhänger der Individualitätstheorie.

Ebenso ist die Erörterung Ficks über die Chromatinreduktion ganz im Banne der Individualitätslehre geschrieben. Und hierbei muß ich etwas länger verweilen. Wir begegnen bei Ficks Behandlung des Reduktionsproblems zunächst wieder seinem Begriff des Selbstverständlichen. Aus der Tatsache, daß jeder Organismenart als Regel

eine bestimmte Chromosomenzahl zukommt, ergibt sich ihm (S. 51) die Zahlenreduktion der Chromosomen im Laufe des Zeugungskreises als etwas Selbstverständliches. »Sie ist, wie er sagt, wirklich eine logische Konsequenz der Konstanz der Normalzahl der Chromosomen ...« Hier liegt, wie mir scheint, der gleiche Irrtum vor, wie wir ihn oben bei Ficks Erörterungen über die Zahlenkonstanz der Chromosomen angetroffen haben, nämlich die Verwechslung von tatsächlich und selbstverständlich. Im Jahr 1890 (11, S. 62) habe ich, auf Grund der Beobachtungen van Benedens und vor allem auf Grund meiner eigenen Untersuchungen über Eireifung und Befruchtung, die sich auf die verschiedensten Tierabteilungen erstreckten, den Satz formuliert: »Es kommt also in der Generationenreihe der Keimzellen irgendwo zu einer Reduktion der ursprünglich vorhandenen Chromosomenzahl auf die Hälfte, und diese Zahlenreduktion ist demnach nicht etwa nur ein theoretisches Postulat, sondern eine Tatsache.« Damit ist, wie ich glaube, auch heute noch der Sachverhalt richtig gekennzeichnet. Wir wissen durch Beobachtung, daß die Chromosomenzahl in den letzten Zellen der Oo- und Spermatogenese auf die Hälfte reduziert ist; eine Selbstverständlichkeit aber, so daß man es schon vor diesen Beobachtungen hätte sagen können, ist diese Reduktion, ganz abgesehen von dem Zeitpunkt, zu dem sie stattfindet, durchaus nicht. Daraus nämlich, daß die Zellen der nächsten Generation doch nur wieder die Normalzahl von Chromosomen und nicht die doppelte aufweisen, folgt die Notwendigkeit jener Reduktion keineswegs. Denn wenn wir uns auf den Standpunkt stellen, der dem Fickschen nicht so gar ferne liegt[1], daß es eine Eigenschaft der Zellen eines jeden Organismus ist, ihr Kernmaterial bei der Mitose zu einer bestimmten Zahl von Manövriereinheiten zu formieren, ist vor allem zu erwarten, daß auch jede reife Ei- und Samenzelle die Normalzahl von Chromosomen besitzt. Denn welcher Grund sollte für deren Mutterzellen vorliegen, auf einmal anders zu manövrieren? Im befruchteten Ei gehen, nachdem inzwischen alle diese Manöverformationen wieder völlig zerstört worden sind, die beiden Kerne zusammen. Und nun, wenn sich diese Zelle teilen will, würde einfach wieder das gleiche Reglement

---

[1] Ich zitiere zum Vergleich einen Satz von Fick (S. 85): »Ebenso wie diese Zahl (d. i. die Zahl der Staubfäden, Blütenblätter, der Schwanzfedern einer bestimmten Vogelart) ist auch die Chromosomenzahl offenbar eine der betreffenden Organismenart bzw. der Zellteilung in ihr angepaßte, eventuell funktionell wertvolle Einrichtung«.

in Geltung treten: wir haben eine einheitliche Zelle, es entsteht also die für diese Organismenart typische Zahl von Manövriereinheiten. Für den Begriff der Reduktion ist hier gar kein Platz. Als Delage auf Grund irrtümlicher Beobachtungen nachgewiesen zu haben glaubte, daß sich abnorme Chromosomenzahlen ohne weiteres zur Norm regulieren, und als er daraufhin den Satz aufstellte, die Konstanz der Chromosomenzahl einer jeden Spezies sei so zu erklären, daß ihre Zellen die spezifische Eigenschaft haben, ihr Chromatin, so viel oder wenig es auch sei, bei jeder Teilung in eine bestimmte Zahl von Stücken zusammenzuziehen, da schien das hier Angenommene in der Tat verwirklicht zu sein. Denn es ist klar, daß danach auch für die Befruchtung keine besonderen Einrichtungen nötig wären, um die Konstanz der Zahl zu sichern.

Wenn also Fick erklärt (S. 52): »Es muß in der Tat beim Zusammentreten zweier Zellen der betreffenden Tierart notwendigerweise eine Reduktion der Chromosomenzahl erfolgen, sonst würde ja die typische Zahl verdoppelt«, so ist dies von seinem Standpunkt aus völlig unbegründet. Nach Fick besitzen doch die beiden bei der Befruchtung verschmelzenden Zellen überhaupt keine Chromosomen; sie haben ja ruhende Kerne, in denen von den bei der letzten Teilung vorhandenen Chromosomen sich nichts erhalten hat. Warum soll nun die Verschmelzung zweier solcher Kerne die Ursache sein, daß die Zelle auf einmal ihr Manövrierreglement ändert und die für ihre Teilung am besten geeignete Zahl von Chromatinformationen verdoppelt? Ohne die Annahme von Individuen, deren Zahl die Zahl der Chromosomen bestimmt, ist, wie schon vor Jahren Weismann auf klarste dargelegt hat, das Postulat der Reduktion sinnlos; und nachdem Fick (S. 117) jede solche Annahme über die Konstitution des Chromatins »der persönlichen Anschauung, der persönlichen Überzeugung oder dem Glauben« überläßt, fehlt jegliche Nötigung, einen besonderen Reduktionsvorgang zu postulieren. Regulierung des Wachstums, so daß die Chromatinmenge nicht über das der Zelle adäquate Maß hinaus wächst, dies wäre für den Fickschen Standpunkt völlig genügend, um eine Verdoppelung der Chromosomenzahl bei der sexuellen Fortpflanzung zu verhindern.

Aber selbst wenn man, wie Fick es an manchen Stellen getan hat, das Chromatin aus kleinsten Lebenseinheiten zusammengesetzt sein läßt, gelangt man nicht zu den Postulaten, die er weiterhin für das Zustandekommen der Reduktion anführt. Es gibt nämlich nach Fick für die Reduktion drei Möglichkeiten (S. 52):

1. Atrophie bzw. Resorption der Hälfte aller Chromosomen,

2. Verschmelzung von je zwei Chromosomen,

3. den sog. Carnoyschen Teilungsmodus, bei dem sich von den ganzen Chromosomen einer Zelle eine Hälfte in die eine, die andre in die andre Tochterzelle begibt.

Auch hier muß man wieder fragen: wie kann ein Gegner der Individualitätslehre zu diesen Postulaten kommen? Die Chromosomen sind doch nach Fick nichts andres als vorübergehende, lediglich für die Kernteilung berechnete Bildungen, und zwar, wie wir nun annehmen wollen, um überhaupt eine Zahlenreduktion postulieren zu können, zusammengesetzt aus kleinsten, sich durch Zweiteilung vermehrenden Lebenseinheiten. Da ist nun durchaus nicht einzusehen, warum die Reduktion der Zahl dieser Bionten nur durch die drei von Fick angeführten Modi vollzogen werden könnte, nämlich nur in der Periode, wo die Bionten sich gerade zu den für die Zellteilung bestimmten Manövrierformationen, den Chromosomen, gesammelt haben. Nur bei dem dritten Modus, wo die Reduktion durch eine besondere Art der Kernteilung bewirkt werden würde, besteht das Ficksche Postulat zu Recht. Aber wenn es sich darum handelt, daß die Hälfte der Bionten atrophiert, warum sollen sie sich erst zu Chromosomen sammeln? Warum machen die Bionten ihre Reduktion nicht im ruhenden Kern ab, so daß, wenn dann die Teilung folgt, gleich die richtige Zahl von Manövrierformationen entstehen kann und nicht erst nachträglich die Hälfte zu atrophieren braucht? Und ebenso bei der von Fick an zweiter Stelle angeführten Möglichkeit: warum verschmelzen nicht im ruhenden Kern die Bionten zu halb so vielen, so daß, wenn nun das für die Kernteilung berechnete Manöver anhebt, die Chromosomen schon in der reduzierten Zahl auftreten können? Wäre dies nicht einfacher, als erst Einzelchromosomen zu bilden und diese dann verschmelzen zu lassen, wobei noch zu bemerken ist, daß, wenn dieser Modus nicht mit dem sub 3 aufgeführten prinzipiell identisch sein soll, nun für Fick auch noch die weitere Forderung hinzukommt, daß die Bionten des einen Chromosomenpaarlings sich mit denen des andern zu neuen Einheiten vereinigen müssen, womit die Unzweckmäßigkeit eines solchen Vorgangs gegenüber einer Paarung der für einander bestimmten Bionten während der Kernruhe noch klarer hervortritt.

Daß der Reduktionsprozeß, so strittig er auch im einzelnen noch sein mag, in vielen Fällen unzweifelhaft mit Vorgängen zusammenhängt, die sich an den einzeln unterscheidbaren Chromosomen

abspielen, diese Tatsache darf als eines der bedeutsamsten Argumente für die Richtigkeit der Individualitätslehre angesehen werden. Und daß Fick für den Reduktionsprozeß jene drei oben genannten Postulate aufstellt, in denen er die Reduktion. wie wenn es gar nicht anders sein könnte, als eine solche der Chromosomen statuiert, zeigt auch ihn in dieser Frage als einen Anhänger der Individualitätstheorie.

Aber, wie gesagt, dies ist er nur dort, wo ihm die Beziehungen seiner Äußerungen zu jener Vorstellung nicht gegenwärtig sind; wo er der Theorie der Chromosomenindividualität wirklich ins Angesicht sieht, da weiß er nichts Gutes an ihr zu finden. So merkwürdig es wäre, daß eine Anschauung, der sich allmählich fast alle auf diesem Gebiet Arbeitenden angeschlossen haben, an keinem einzigen Punkt eine Stütze besitzen sollte, R. Fick findet wirklich keinen solchen Punkt.

Der Hauptgrund für dieses völlig ablehnende Verhalten liegt, wie ich glaube, darin, daß Fick sich seine Überzeugung an einem Objekt gebildet hat, das zur Beurteilung der fraglichen Verhältnisse so ungünstig ist wie möglich, am Keimbläschen des Amphibieneies. Andre Autoren sind von möglichst einfachen Kernen ausgegangen, in der durch vielfältige Erfahrung bestätigten Überzeugung, daß sich von diesen einfachen Zuständen aus schließlich auch ein Verständnis für die kompliziertesten gewinnen lassen werde. Schon jetzt wissen wir, daß diese Erwartung vollkommen berechtigt war. Es ist durch die neueren Untersuchungen an Amphibieneiern, besonders durch die kürzlich erschienenen Studien von H. D. King (25) an den Oocyten von *Bufo lentiginosus* gezeigt worden, daß die Angaben von Carnoy und Lebrun. denen sich Fick (21) angeschlossen hat, in der Hauptsache unrichtig sind. Die Gebilde, denen diese Autoren ihre Aufmerksamkeit zugewendet haben, stehen mit den Chromosomen der Reifungsteilungen in keiner Beziehung. Vielmehr lassen sich von den jungen Oocyten an die einzelnen Chromosomen durch die ganze Wachstumsperiode als isolierte Stränge verfolgen, welche sich ohne Zweifel in die Elemente der ersten Reifungsteilung in prinzipiell der gleichen Weise umwandeln, wie es Rückert (32) vor langer Zeit für Selachier, N. M. Stevens (33) für *Sagitta* nachgewiesen haben.

Von diesem mit der Individualitätslehre im besten Einklang stehenden Verlauf scheint Fick bei seinen Untersuchungen nichts beobachtet zu haben; und nun, nachdem er auf Grund dieser unvollkommenen Beobachtungen zu dem Ergebnis gelangt war, daß sich die Hypothese der Chromosomenindividualität auf die Oocyten

der Amphibien nicht anwenden lasse, bildete sich bei ihm die Meinung aus, daß sie nirgends anwendbar sei. Seine oben referierten fragmentarischen Studien an den Blastomerenkernen von *Ascaris megalocephala* scheinen ihn in diesem Urteil noch bestärkt zu haben. Die Stützen, die von andern Autoren an günstigeren Objekten gewonnen worden waren, bedeuten ihm nichts; jeden noch so nichtigen Einwand aber, der gegen die Individualitätslehre erhoben worden ist, macht er ohne die geringste Prüfung sich zu eigen. Sein Eifer, eine von ihm für verderblich gehaltene Theorie zu vernichten, geht soweit, daß nicht nur, wie wir gesehen haben, die Begriffe ihre sonst übliche Bedeutung für ihn verlieren, sondern daß auch die Tatsachen nicht selten ihr Gesicht so sehr verändern, daß in seinem Bericht die der Individualitätslehre günstigen Angaben der Literatur sich gelegentlich in das gerade Gegenteil verkehren. Ein Beispiel hierfür haben wir oben (S. 229 ff.) bei Betrachtung seiner Äußerung über die Zahlenkonstanz der Chromosomen kennen gelernt; ein weiteres, nicht weniger auffallendes, sei hier noch angeführt. Mit zu den wichtigsten Kriterien der Individualitätslehre gehört das Verhalten der Chromosomen in Bastarden. Sind die Chromosomen der beiden elterlichen Spezies in ihrer Form oder Größe deutlich voneinander verschieden, so ist nach unsrer Theorie zu erwarten, daß sich in den Mitosen der Bastarde diese beiden Chromosomentypen gleichfalls auseinanderhalten lassen. Einen sehr schönen Fall dieser Art hat MOENKHAUS (26) beschrieben bei Kreuzung der Fische *Fundulus* und *Menidia*. Hier sind die väterlichen von den mütterlichen Chromosomen durch ihre Größe deutlich unterschieden. Während der zwei ersten Furchungsschritte halten sich, wie MOENKHAUS hiernach zu bestimmen vermochte, die beiderlei Chromosomengruppen voneinander getrennt (Gonomerie), von da an tritt eine allmähliche Vermischung ein, so daß man in den Mitosen der späteren Furchungsstadien große und kleine Chromosomen wahllos durcheinandergemengt findet. Aber gerade, daß dies der Fall und feststellbar ist, zeigt, daß auch hier noch beiderlei Arten von Chromosomen scharf auseinandergehalten werden können, wie denn auch MOENKHAUS ausdrücklich konstatiert: Die Vermischung der Chromosomen zerstört nicht ihre Individualität, denn in den günstigen Teilungsstadien lassen sich beide Arten leicht unterscheiden. Bei FICK aber liest man folgendes (S. 75): »So berichtet MOENKHAUS bei *Fundulus-Menidia*-kreuzung, daß sich die beiderlei (zuerst sehr verschiedenartigen) Chromosomen in der Regel schon nach der zweiten Teilung nicht

mehr unterscheiden lassen.« FICK verwechselt hier also die — gerade auf Grund der Unterscheidbarkeit festgestellte — Vermischung mit Nicht-Unterscheidbarkeit, d. h. er macht aus einer der schönsten Stützen der Individualitätslehre ein Argument gegen sie.

An Stelle der Individualitätshypothese, deren »eingehende sachliche Widerlegung« sich FICK in der im vorstehenden geschilderten Weise zur Aufgabe gesetzt hat, soll die von ihm aufgestellte »Manövrierhypothese« treten. Über diese Lehre zu berichten, ist schwer; denn wenn man alles zusammenhält, was FICK an verschiedenen Stellen darüber gesagt hat, so trifft man auf so widerspruchsvolle Äußerungen, daß man in Verlegenheit ist, dasjenige herauszufinden, was ihm das Wesentliche daran ist. Es sei zuerst hervorgehoben, daß FICK (S. 118) die Erhaltung achromatischer »Karyotomen« im Ruhekern, d. h. die Erhaltung von Einheiten, deren jede einem Chromosoma der Mitose entspricht, als eine Hypothese anerkennt, die manche Vorgänge anschaulicher, wenn auch nicht wirklich erklärbarer macht. Es ist mir nicht möglich, aus der Darstellung FICKs zu entnehmen, ob er ein Anhänger dieser Hypothese ist oder ein Gegner. Wäre er das erstere, so hätte er den wesentlichsten Punkt jener Lehre, auf deren Vernichtung er so viele Mühe verwendet hat, zugegeben; denn eben dieses, daß sich von jedem Chromosoma etwas erhält, was die Grundlage für ein bestimmtes Chromosoma der nächsten Mitose darstellt, ist der Kernpunkt der Individualitätshypothese. Ob man diese durch den Ruhekern sich erhaltenden hypothetischen Einheiten »Chromosomen« oder »Karyotomen« nennt, ist nichts als eine Wortfrage. Wenn man, wie wir es alle tun, das lebende Klümpchen, das aus einem Algenfaden ausschlüpft, die »Zelle« und das zurückbleibende leere Cellulose-Kämmerchen keine »Zelle« mehr nennt, dann wird man es auch ertragen können, wenn die, unglücklicherweise, von der Färbbarkeit hergenommene Benennung der in der Mitose unterscheidbaren Kernelemente vielleicht nicht auf alle Zustände dieser Bildungen paßt[1]).

[1]) Die *Hydra viridis* bleibt *Hydra viridis*, auch wenn, wie dies WHITNEY (37) durch Zusatz von Glyzerin bewirken konnte, alle symbiotischen Algen, welche die Grünfärbung bedingen, aus ihr entfernt worden sind. Und wir können nicht einmal wissen, ob das Färbbare an den Chromosomen für diese Zellbestandteile essentieller ist als die grünen Algen für die *Hydra*.

Nun kommt aber noch die andre Frage, ob es wirklich gerechtfertigt ist, einen solchen Gegensatz zwischen dem »Chromatin« und jenen Sammelstätten zu konstruieren, in denen sich die »Chromatinpartikel« nur zur Zeit und zum Zweck der Kernteilung ansammeln sollen. Ich halte diese Frage für durchaus unentschieden und möchte sie auf Grund meiner eigenen Erfahrungen sogar verneinen. Um nur die beiden Objekte zu nennen, welche ich selbst sehr eingehend studiert habe, die Vorkerne von *Ascaris* (9) und die Spermatogonien und Spermatocyten von *Astacus*, stets habe ich die Färbbarkeit der ruhenden Kerne an ein Reticulum geknüpft gesehen, dessen Entstehung aus den Tochterchromosomen der vorhergehenden Mitose und dessen Übergang in die Chromosomen der folgenden Teilung sich Schritt für Schritt verfolgen ließ. Frühere und spätere Untersuchungen andrer Autoren an andern Objekten stimmen damit völlig überein.

Des weiteren aber ist zu sagen, daß das Kriterium der Färbbarkeit ohne Zweifel weit überschätzt wird. Es ist durchaus nicht sicher, daß das, was sich mit sogenannten Kernfarbstoffen färbt, immer und überall die gleiche Substanz ist[1]. Es ist eine bekannte Tatsache, daß das Protoplasma der *Ascaris*-Spermien, das an den freien Spermien unfärbbar ist, sich in Karmin intensiv rot färbt, sobald das Spermium mit dem Eiprotoplasma in Berührung gekommen ist, das seinerseits gleichfalls so gut wie kein Bindungsvermögen für den Farbstoff besitzt. Ist hier plötzlich im Spermaprotoplasma »Chromatin« entstanden? Auf der andern Seite findet man bei manchen Organismen in den sich furchenden Eiern, die während der Teilungsstadien sehr gut färbbare Chromosomen aufweisen, in den Ruhekernen keine Spur von Färbbarkeit. Ist hier das »Chromatin« verschwunden? Liegt da nicht die Annahme viel näher, daß ein vielleicht nur geringfügiger physikalischer Unterschied darüber entscheidet, ob sich ein celluläres Gebilde färbt oder nicht?

Auf Grund solcher Betrachtungen wird man auch gegenüber den im Kern zu verschiedenen Zeiten färbbaren Teilen sehr vorsichtig sein müssen. Wenn sich im entstehenden Ruhekern zuerst die in Auflockerung begriffenen Chromosomen färben, später aber diese Teile nicht mehr, dagegen nun andre färbbare Gebilde erscheinen,

[1] Soeben lese ich bei Prowazek (29, S. 388): »Auf Grund dieser Beobachtungen (Farbenreaktion verschiedener Stoffe) darf man nicht alles, was sich in der Zelle mit Kernfarbstoffen färbt, gleich als Chromatin auffassen, es sei denn, daß der morphologische Beweis für die Genese des fraglichen Zelleinschlusses aus dem Kern tatsächlich erbracht wird«.

so ist es keineswegs selbstverständlich, daß eine spezifische Substanz, die zuerst in den Chromosomen angesammelt war, diese Körper verlassen und sich anderswo abgelagert hat, um schließlich wieder in die »Karyotomen« zurückzukehren; sondern es ist ebenso gut möglich, ja vielleicht wahrscheinlicher, daß in der einen Phase des Kerns diese und in einer andern Phase jene Teile diejenige physikalische Beschaffenheit besitzen, auf der die Färbbarkeit beruht. Gerade die Verhältnisse des Keimbläschens im Amphibienei, also desjenigen Objekts, an dem Fick sich seine Anschauungen gebildet hat, dürften nach den Untersuchungen H. D. Kings lehren, daß das, was sich in diesen Kernen vor allem färbt, wenn auch vielleicht aus den Chromosomen hervorgegangen, jedenfalls nicht mehr in die Chromosomen der nächsten Mitose übergeht. Damit wäre aber die Manövrierhypothese gerade für dieses Objekt, für das sie aufgestellt worden ist, hinfällig geworden. Und so scheint es mir mit den tatsächlichen Unterlagen dieser Hypothese einstweilen schlecht bestellt zu sein.

Allein wir wollen davon absehen und annehmen, die Ficksche Anschauung, daß sich der essentielle Inhalt der Chromosomen während der Kernruhe in isolierte Partikelchen zerstreut und daß sich die Chromosomen der nächsten Teilung aus diesen oder andern solchen Teilchen wiederaufbauen, treffe zu. Wir haben dann zunächst zu unterscheiden, ob sich diese Chromatinteilchen in den während der Kernruhe erhaltengebliebenen »Karyotomen« sammeln, oder ob sie ohne solche Sammelstätten zu den neuen Chromosomen sich assoziieren. Die erste Fassung, auf die übrigens, trotz Ficks Behauptung auf S. 118, der Manövriervergleich nicht paßt, schließt, wie oben schon erwähnt, die Individualitätshypothese in sich ein. Aber auch die zweite Fassung steht, wie ich schon früher dargelegt habe (18, S. 230), mit dieser Lehre nicht notwendig in Widerspruch. Man braucht nur anzunehmen, daß die aus einem Chromosoma stammenden Teilchen eine ihnen allen gemeinsame spezifische Eigenschaft besitzen, wodurch sie sich von denen aller übrigen Chromosomen unterscheiden; dann stellen sie trotz ihrer völligen Isolierung und trotz der Mischung mit den andern Teilchen doch alle zusammen eine Art von Einheit dar; und es läßt sich verstehen, daß auf Grund dieser Spezifität alle früher in einem Chromosoma vereinigten Partikel sich bei der Vorbereitung zur nächsten Teilung wieder in einem zusammenfinden.

Wenn aber Fick jede solche genauere Interpretation seiner Vorstellungen abweist, dann ist seine Hypothese, wie er (S. 116 und 139)

ganz richtig sagt, »eigentlich gar keine Hypothese«; sondern sie ist nur ein anthropomorphes Bild für einen von ihm angenommenen, wahrscheinlich aber nicht existierenden cellulären Vorgang. Und damit kommen wir zu der entscheidenden Differenz in dem wissenschaftlichen Wert der beiden »Hypothesen«. Wenn wir berechtigt sind, die Individualitätshypothese in irgendeiner ihrer möglichen Formen zu akzeptieren, sei es, daß wir, was ich immer noch für das weitaus wahrscheinlichste halte, jedes Chromosoma einem Rhizopoden vergleichen dürfen, der bei der Mitose zu einem kompakten Körperchen zusammengezogen, im Ruhekern in ein feinstes Retikulum ausgebreitet ist, sei es, daß wir das einzelne Chromosoma mit einem Bienenstaat in Parallele zu stellen haben, dessen Individuen zu Zeiten weit auseinandergeschwärmt und dann wieder alle im Stock vereinigt sind: welche von solchen spezielleren Formulierungen auch der Wirklichkeit am nächsten kommen mag, soviel ist ohne weiteres einleuchtend, daß mit dieser einzigen und äußerst einfachen Annahme alle Tatsachen, die wir über die Wiederkehr bestimmter Zahlen, Größen, Formen und Gruppierungen der Chromosomen in normalen und abnormen Fällen kennen, sowie die Tatsachen über die Reduktion der Chromosomenzahl in den Keimzellen einheitlich erklärt sind. Wir können, anders ausgedrückt, aus der Individualitätshypothese ganz bestimmte Postulate ableiten, wie ich ja z. B. im Jahr 1888 (9, S. 6) von diesem Standpunkt aus die Forderung eines besonderen Reduktionsvorgangs aufgestellt habe; und alle diese Postulate werden durch die Beobachtung bestätigt. Mehr leistet keine Hypothese; wenn sie aber dieses leistet, so ist damit ihre Existenzberechtigung nachgewiesen.

Im Gegensatz dazu erklärt die Fickscha Manövrierhypothese in der von ihm dargebotenen Form von all dem gar nichts. Wo die Individualitätshypothese fertig ist und unser Kausalitätsbedürfnis völlig befriedigt, da geht für denjenigen, der auf dem Standpunkt Ficks steht, die Aufgabe erst an. Und seine militärischen Gleichnisse, so schön sie an sich sein mögen, werden diese Aufgabe kaum erleichtern.

Auf Seite 114 vergleicht Fick die Chromosomen der Mitose mit den Kernspindeln; wie diese letzteren, sollen auch die Chromosomen entstehen und vergehen, und wenn man die Chromosomen als dauernd sich erhaltende Individuen ansehe, so müsse man mit demselben Recht auch die Kernspindeln als solche betrachten. Dieser Einwand ist unzulässig. Wenn eine Anzahl von Gründen in einem

bestimmten Fall zu der Annahme führen, daß scheinbar verschwindende Gebilde doch, ganz oder teilweise, fortbestehen, so ist damit nicht gesagt, daß alle periodisch sichtbar werdenden cellulären Formationen gleichfalls eine solche Persistenz besitzen müssen. Allein gerade der Fall der Kernspindeln ist für FICKS Argumentation verhängnisvoll. Die typische »Kernspindel« der höheren Tiere ist bekanntlich nichts andres als eine Kombination zweier um je einen Mittelpunkt centrierter Strahlensysteme, zweier sogenannter Monaster. In dieser Zweipoligkeit treffen wir auf ein Moment, das auch in der Chromosomenlehre von fundamentaler Wichtigkeit ist: die Wiederkehr bestimmter Zahlen. Wie wir nun bei den Chromosomen die Normalzahl durch gewisse Eingriffe vermindern oder vermehren können, so auch die Anzahl der in einer Zelle an der Spindelbildung beteiligten Monaster. Und dabei tritt die gleiche Gesetzmäßigkeit auf wie bei den Chromosomen, daß nämlich solche abnorme Zahlenverhältnisse der Spindelpole bei den folgenden Zellteilungen wieder zum Vorschein kommen, der Art, daß wenn wir uns alle Deszendenten einer Zelle als gleichzeitig sich wieder teilend vorstellen, die Zahl der dabei auftretenden Spindelpole gegenüber derjenigen bei dem vorausgehenden Teilungsschritt verdoppelt ist. Fragen wir aber nach dem Grund dieser Erscheinung, so ist die Antwort die, daß sich im Centrum eines jeden Monasters ein individualisiertes Gebilde, das Centrosoma oder Centriol befindet, daß dieses Körperchen sich dauernd in der Zelle erhält, daß es sich typischerweise durch Zweiteilung vermehrt und daß jedes der beiden Tochtergebilde einen neuen Monaster um sich erzeugt. Die Wiederkehr der gleichen zweipoligen Kernspindel in der normalen Sukzession der Zellteilungen ist also die Folge der Persistenz individualisierter, durch Zweiteilung sich vermehrender Zellenorgane; und so wendet sich dieses Beispiel gerade gegen FICK und kann als ein neues Argument dafür betrachtet werden, daß auch die von Zelle zu Zelle wiederkehrende gleiche Chromosomenzahl auf der Persistenz entweder des einzelnen Chromosoma selbst oder wenigstens eines in jedem Chromosoma enthaltenen »Centralorgans« beruhen muß.

Wenn in FICKS Manöveriervergleich überall der Grundgedanke der Zweckmäßigkeit durchblickt, indem ihm alle bei der Mitose auftretenden Formationen dadurch ganz leicht verständlich werden, daß er sie (S. 115—116) als mechanisch wertvoll, als den besonderen Verhältnissen angepaßt oder gar als notwendig bezeichnet, so liegt darin zwar die Wahrheit, daß nur das existiert,

was existenzfähig ist, im übrigen aber leistet diese Betrachtungsweise für die Erklärung der besonderen Zahlen, Formen, Größen und Gruppierungen der Chromosomen nicht das mindeste, wie denn Fick auch nicht den geringsten Versuch gemacht hat, irgend eines von diesen Verhältnissen etwa in der Weise verständlich zu machen, wie man z. B. Zahl, Form und Stellung der Zehen eines Säugetiers aus den besonderen an den Fuß gestellten Anforderungen abzuleiten vermag.

Und selbst der von Fick herangezogene Gedanke Roux's, daß die Formierung der körnigen Substanz zu fadenförmigen Chromosomen für die gleichmäßige Verteilung dieser Substanz zweckmäßig sei (S. 117), hat von seinem Standpunkt aus kaum eine Berechtigung. Denn das Bedürfnis nach einer möglichst exakten Halbierung kann doch nur dann in Betracht kommen, wenn das Chromatin aus verschiedenwertigen Bestandteilen zusammengesetzt ist, die in gleicher Kombination auf beide Tochterzellen übergehen sollen. Für denjenigen, der jede bestimmte Meinung über diesen Punkt ablehnt, bleibt das ganze komplizierte Teilungsmanöver sinnlos.

Ich habe bisher nur diejenigen Abschnitte des Fickschen Referats einer — keineswegs erschöpfenden — Betrachtung unterzogen, welche mit der Theorie der Chromosomenindividualität näher zusammenhängen. Ich kann aber nicht unterlassen, nun noch auszusprechen, daß auch in fast allen übrigen von ihm berührten Fragen meine Meinung von der seinigen im Prinzip und in der Einzelausführung ganz ebenso stark abweicht. Schon die Anordnung, die Fick seinem Stoff gegeben hat, könnte meines Erachtens schwerlich unrichtiger sein. Wenn man die Lehre von den Chromosomen und die damit in Zusammenhang gebrachten Vererbungsprobleme behandeln will, so wird man ohne Zweifel damit beginnen müssen, daß man alles zusammenstellt, was wir von den Chromosomen der typischen Mitosen wissen. Es wird dann die Frage zu erörtern sein, in welchem Verhältnis die Chromosomen aufeinanderfolgender Kernteilungen zueinander stehen (Individualitätshypothese). Daran könnte sich zweckmäßigerweise die Betrachtung der Befruchtungsvorgänge anschließen und daran die Erörterung des Reduktionsproblems. Nun wäre die Frage der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen zu behandeln nebst den Konsequenzen, die sich von hier aus für die Verhältnisse bei der Befruchtung und Reduktion

ergeben. Und damit erst wäre der Boden vorbereitet, auf dem sich schließlich eine Untersuchung über die Beziehungen zu den Mendelschen Tatsachen und überhaupt zu den Vererbungsfragen erheben könnte.

Fick fängt mit der Frage nach der Vererbungssubstanz an, um auf völlig unzulänglicher Basis und mit den nun schon traditionell gewordenen Mißverständnissen das Urteil zu fällen, daß das Chromatin nicht die Vererbungssubstanz sein kann (S. 30 und 131).

Man könnte dies auf sich beruhen lassen. Wenn das Chromatin (i. e. die Substanz der Chromosomen) nicht oder nicht ausschließlich der Träger jener Strukturen ist, auf denen die Ähnlichkeit des Kindes mit seinen beiden Eltern beruht, nun gut. Man kann die Chromosomenprobleme auch ohne jede Berücksichtigung der Vererbungsfragen behandeln: andre Autoren haben dies getan, obgleich sie jene Anschauung für richtig halten.

Ja, es kann gewiß nur ersprießlich sein, wenn man Fragen, wie die Individualitätshypothese, das Reduktionsproblem oder die Frage nach der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen des gleichen Kerns, zunächt ganz streng für sich allein untersucht.

Aber nun treffen wir auf die merkwürdige Tatsache, daß gerade Fick, nachdem er im ersten Teil seiner Schrift die für die Bedeutung des Kerns bei der Vererbung ins Feld geführten Gründe als nichtig nachgewiesen zu haben glaubt, in den späteren Abschnitten, die über die Chromosomen handeln, nicht nur immer wieder die unbefangene Betrachtung dieser Verhältnisse durch das Hereinziehen der Vererbungsfragen stört, sondern auch gar noch experimentell gewonnene Resultate über die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen gewisser Kerne durch den Hinweis auf Vererbungstatsachen widerlegen will (vgl. hierzu auch das oben, S. 247, Gesagte), und zwar auf der gleichen Seite (83), auf der er abermals die Vererbungsbedeutung der Chromosomen als eine rein problematische erklärt.

An der Spitze der Chromatinprobleme stehen sodann bei Fick die Reduktionshypothesen, die gedeihlich nur behandelt werden können, nachdem vorher die Frage der Persistenz der Chromosomen im Ruhekern nach der einen oder andern Seite beantwortet ist. Ob zum Zweck der Reduktion homologe väterliche und mütterliche Chromosomen conjugieren, diese Frage, die überhaupt nur auf Grund der Individualitätstheorie einen Sinn hat, wird von Fick erörtert, nicht nur vor der Besprechung dieser

Theorie, sondern auch unter gänzlicher Vernachlässigung ihrer wichtigsten Kriterien, indem die hier einschlägigen Feststellungen entweder gar nicht oder erst später behandelt werden.

Es folgt sodann, gleichfalls vor Besprechung der Individualitätstheorie, ein Abschnitt über Gonomerie, und auch für die Behandlung dieser Frage dürfte der Platz, an dem sie besprochen wird, ungünstig gewirkt haben. Denn diese Lozierung scheint einer der Gründe dafür zu sein, daß Fick das Wesen der Gonomeriehypothese völlig verkannt hat. Er versteht nämlich darunter an den meisten Stellen seiner Schrift einfach das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Chromosomen, wogegen der Haeckersche Begriff der »Gonomerie« eine räumliche Sonderung der gesamten väterlichen von der gesamten mütterlichen Kernsubstanz, also eine Art von dauernder Doppelkernigkeit bezeichnet. Durch diese Vermengung zweier ganz verschiedener Dinge kommt dann Fick dazu, aus dem von verschiedenen Autoren gelieferten Nachweis, daß der Gonomerie nur eine äußerst beschränkte Geltung zukommt, zu folgern, daß auch die Hypothese eines Selbständigbleibens der väterlichen und mütterlichen Chromosomen damit widerlegt sei, während diese Hypothese ja lediglich ein Spezialfall der Individualitätshypothese ist und also nur auf dieser Basis erörtert werden kann.

Nur einer der Hauptabschnitte des Fickschen Referats hat seine richtige Stelle, nämlich das Mendel-Problem, am Schluß der Abhandlung. Aber auch hier werden dem Leser die Gründe, die dazu geführt haben, die Ergebnisse der Bastardforschung mit den Resultaten über den Kreislauf des Chromatins in Beziehung zu setzen, in einer Weise vorgetragen, daß sie kaum noch als solche erkennbar sind. Hierauf sei noch etwas näher eingegangen.

Die Deutung, die Mendel seinen Versuchsresultaten gegeben hat, daß bei der Bildung der Keimzellen der Bastarde eine Spaltung der Anlagenpaare DR stattfinde, so daß immer auf eine Keimzelle mit der Anlage D eine solche mit der Anlage R treffe, wird von Fick nicht anerkannt. Er hält es (S. 125) für ebenso möglich, daß jede Geschlechtszelle noch beide Anlagen enthält, nur die eine in latentem, die andre in aktivem Zustand. Die Schwierigkeiten, welche diese Annahme mit sich bringt, finden bei Fick keine Beachtung. Wenn zwei Anlagen von verschiedener Stärke vorliegen würden, der Art, daß z. B. die dem dominierenden Merkmal entsprechende Anlage auch in jenem Fickschen Sinn die aktivere wäre, dann ließe sich einsehen, daß sie die Anlage des recessiven Merk-

mals dauernd zur Latenz verurteilt. Allein so liegt ja der Fall nicht. Nach Fick müssen, damit seine Anschauung den Mendelschen Tatsachen entspricht, beide Anlagen in bezug auf das Aktiv- oder Latentwerden genau gleichgestellt sein. Es kann also nicht in ihnen selbst liegen, daß eine von beiden latent wird, sondern es muß hierfür eine besondere Einrichtung der Zelle ausgedacht werden, etwa in der Weise, daß zu einer gewissen Zeit eine der beiden Anlagen in eine Position gebracht wird, wo sie nicht mehr auf die Gestaltungsprozesse der Zelle einwirken kann. Welche der beiden Anlagen von diesem Schicksal betroffen wird, wäre Zufall. Hier ist nun gegenüber der Mendelschen Interpretation der wichtige, von Fick vernachlässigte Unterschied hervorzuheben, daß wir für die Mendelsche Annahme der Merkmalspaltung einen sehr einfachen Vorgang kennen, durch den sie vollzogen werden kann, nämlich die Zellteilung; wogegen wir uns von einer Einrichtung der Zelle, durch welche immer die eine Anlage, und zwar je nach Zufall bald die eine bald die andre latent werden muß, kaum eine Vorstellung bilden können. Und noch größer werden die Schwierigkeiten für die Ficksche Annahme, sobald man sie auf eine ganze Folge von Generationen anzuwenden sucht. Unter diesen Umständen erscheint die Mendelsche Interpretation, d. h. in die Sprache der Zellenlehre übersetzt: die Hypothese, daß bei einer Zellteilung der Oogenese und Spermatogenese die eine Anlage der einen, die andre der andern Tochterzelle zugeteilt wird, einstweilen als die allein berechtigte.

Fick wendet sich gegen diese Annahme besonders deshalb, weil sie Reinheit der Gameten involviere, gegen die eine Reihe von Züchtungsresultaten spreche. Dem ist jedoch entgegenzuhalten, daß die Mendelsche Annahme einer Spaltung der Merkmalpaare keineswegs ausschließt, daß die cellulären Träger der beiden Anlagen, ehe sie voneinander getrennt werden, in einen gewissen Austausch treten, so daß jeder von beiden größere oder kleinere Spuren der andern Anlage in sich aufnehmen könnte. Im übrigen scheint aber Fick die zahreichen Beobachtungen, welche für völlige Reinheit der Gameten sprechen, doch zu geringzuschätzen. Da mir eigene Erfahrungen über Bastardzuchten fehlen, habe ich einen der besten Kenner dieses Gebiets, Herrn Kollegen Correns in Leipzig, gebeten, mir seine Meinung über die Frage der Reinheit der Gameten mitzuteilen. Mit seiner Erlaubnis teile ich den hierüber handelnden Abschnitt seines Briefes mit: »Nach meinen Erfahrungen ist die Spaltung mendelnder Bastarde stets eine reine. Ich kann mich dabei

auf Versuche mit den verschiedensten Blütenpflanzengattungen stützen, von denen erst ein geringer Teil veröffentlicht ist. Natürlich darf man von den Keimzellen des spaltenden Bastards keine größere Reinheit erwarten, als sie die Keimzellen der zur Bildung des Bastards verwendeten Eltern besaßen. Blüht eine Erbsensorte weiß, weil bei ihr die Anlage zur Bildung des roten Farbstoffes latent geworden ist — und so sind die weißblühenden Erbsen wohl sicher aufzufassen —, so muß auch in den Keimzellen eines allenfalls mit einer roten Sorte gebildeten Bastards zur Hälfte die rote Anlage in latentem Zustand vorhanden sein. Darum, daß allerlei latente Anlagen auch in der recessiven Sippe vorhanden sein können, handelt es sich beim »reinen« Spalten ja aber gar nicht, sondern darum, daß die »recessiven« Keimzellen (eines Monohybriden) nicht etwas mitbekommen, was in denen des recessiven Elters nicht schon vorhanden war.... Ich kann also, soweit meine eigenen Erfahrungen reichen, nur für reines Spalten eintreten; und das meiste, was veröffentlicht worden ist, spricht auch dafür, sicher dagegen, meiner Meinung nach, nichts.«

Danach bleibt für die Mendelschen Tatsachen die folgende, von den meisten Autoren vertretene Deutung immer noch weitaus die wahrscheinlichste: Bei der Befruchtung werden für ein bestimmtes Merkmal zwei verschiedene Anlagen zusammengeführt. Diese zwei Anlagen gehen in allen Zellen des neuen Individuums selbständig nebeneinander her. In der Keimbahn aber werden sie bei einer Zellteilung so verteilt, daß die eine Anlage ganz oder überwiegend in diese, die andre ganz oder überwiegend in jene Tochterzelle übergeführt wird. Und nun steht da die Chromosomenlehre, welche vollkommen selbständig und auf ganz andern Wegen zu der Theorie gelangt ist, daß bei der Befruchtung zu jedem Chromosoma des mütterlichen Vorkerns ein ihm homologes des väterlichen Vorkerns hinzugesellt wird, daß sich diese homologen Chromosomen auf alle Zellen dieses Individuums forterben, daß sie in einer bestimmten Zellgeneration der Keimbahn sich aneinanderlegen, um, sei es mit, sei es ohne vorhergehenden Substanzaustausch, durch eine darauffolgende Zellteilung auf die beiden Tochterzellen verteilt zu werden. Ist bei solcher völlig ungesucht sich ergebenden Übereinstimmung die Behauptung zu kühn, daß die Ergebnisse über die Geschichte des Chromatins genau das darbieten, was die Mendelschen Tatsachen von den hypothetischen Anlageträgern fordern? Das freilich wird niemand bestreiten, daß man sich auch unsichtbare Teilchen

in der Zelle denken kann, die den Postulaten der Bastardforschung ebensogut entsprechen wie die Chromosomen. Und wenn daher Fick (S. 124) mir die Behauptung zuschreibt, daß die Lösung der Mendel-Gesetze und überhaupt der Vererbungsfragen nur auf der Grundlage der Chromosomenkontinuität möglich sei, so dürfte es ihm kaum gelingen, dafür in meinen Schriften einen Beleg aufzufinden.

Läßt man nun das Ganze der Fickschen Schrift auf sich wirken, wie es wohl schon aus diesen Proben genugsam erkennbar ist, so tritt in allen Teilen, so sehr sie sich auch im einzelnen widersprechen, ein gemeinsamer Grundzug aufs deutlichste hervor: die Tendenz zu zerstören. Aus den Baustücken, aus denen andre ein, wenn auch noch so unfertiges, doch fest und schön sich erhebendes Gebäude aufzuführen vermochten, wird unter den Händen Ficks ein Trümmerhaufen. Wie dies zugeht, davon haben, denke ich, die vorstehenden Ausführungen eine gewisse Vorstellung gegeben. Wenn man, wie Fick es tut, die wichtigsten Tragstücke einfach beiseite schiebt, wenn man, ehe die unteren Teile aufgebaut sind, die oberen frei in die Luft stellt, dann freilich sind sie unhaltbar und es ist leicht zu rufen: Seht, wie sie fallen!

Auch entwirft Fick ein ganz falsches Bild, wenn er (S. 112 und 129) sein Vorgehen damit motiviert, daß man die Individualitätstheorie als bewiesene Tatsache hingestellt und auf dieser in Wahrheit haltlosen Grundlage neue, immer kühnere Hypothesen errichtet habe. Was es mit der Behauptung der Haltlosigkeit für eine Bewandnis hat und welcher Art die Einwände sind, die Fick als »unwiderlegliche sachliche Beweise« gegen die Individualität der Chromosomen ins Feld geführt hat, glaube ich in dieser Schrift zur Genüge gezeigt zu haben. Auch wird eine Theorie dadurch nicht schlechter, daß vielleicht jemand geäußert hat, die in ihr enthaltenen Aussagen seien »bewiesen«. Vor allem aber ist hier zu fragen: welche neuen, immer kühneren Hypothesen sind denn auf der Individualitätslehre aufgebaut worden?

Wenn wir die Chromosomenlehren in Kürze Revue passieren lassen, so stellen sich ihre Zusammenhänge folgendermaßen dar: Aus der Individualitätshypothese ergibt sich ohne weiteres die Annahme des Selbständigbleibens der väterlichen und mütterlichen Chromosomen. Darin liegt also keine neue Hypothese; wohl aber kann man sagen, daß diese Konsequenz der Individualitätslehre durch

die Beobachtungen an Kernen mit morphologisch unterscheidbaren Chromosomen soweit, wie es nur irgend erwartet werden konnte, bestätigt worden ist. Aus der Individualitätshypothese ergibt sich weiter das Postulat eines besonderen Reduktionsvorgangs. Auch hier also handelt es sich nicht um eine neue Hypothese, wohl aber wieder darum, daß die Tatsachen der sogenannten Reifungsvorgänge mit unsrer Forderung in bester Übereinstimmung stehen. Die Hypothese der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen beruht überhaupt nicht auf der Individualitätshypothese, sondern ist ganz selbständig aus experimentellen Feststellungen abgeleitet worden. Aber auch sie steht, zusammengehalten mit den Ergebnissen über morphologische Unterscheidbarkeit der Chromosomen (BALTZER 2), mit der Individualitätslehre in vollkommenstem Einklang. Was endlich die Vererbungserscheinungen anlangt, so sind es nur zwei Gebiete, die mit den eben genannten Chromosomenlehren in direkte Beziehung gebracht worden sind: das MENDEL-Problem und das der Geschlechtsbestimmung bei Insekten und Seeigeln. Aber auch hier wäre es falsch zu sagen, daß neue Hypothesen auf die ursprünglichen aufgebaut worden sind. Denn, wie oben schon erwähnt, ist hinsichtlich der MENDELschen Ermittelungen lediglich das Zusammenstimmen zweier unabhängig entstandener theoretischer Ergebnisse konstatiert worden, ohne daß für die Chromosomen die geringste neue Hypothese eingeführt worden wäre; und die Anschauung, daß die »Heterochromosomen« der Insekten in irgendeiner Weise mit der Geschlechtsbestimmung zu tun haben, ist, sobald man die Individualitätslehre anerkennt, lediglich eine notwendige Folgerung aus den festgestellten Tatsachen, ohne daß auch hier eine neue Hypothese nötig gewesen wäre.

Wenn FICK schließlich (S 129) der Meinung Ausdruck gibt, daß das Gebäude von Hypothesen und Theorien, dessen Zerstörung er sich zur Aufgabe gemacht hat, namentlich den Fernerstehenden imponiert habe, so muß ich gestehen, daß meine Kenntnis des Ansehens, dessen sich diese Lehren erfreuen, zu gering ist, um hierüber ein Urteil abgeben zu können; auch weiß ich nicht, welche Ferne des Standpunkts FICK bei dieser Äußerung im Auge hat. Eines aber weiß ich, daß schon mancher Forscher, nachdem er erst einmal selbst an irgend einem Punkt unsres Wissensgebiets ernstlich Hand angelegt hatte, aus einem Gegner unsrer Anschauungen zu ihrem Verteidiger geworden ist. Und so gebe ich die Hoffnung nicht auf, daß wir auch R. FICK noch als einen Anhänger der jetzt von ihm verworfenen Lehren werden begrüßen dürfen.

Denen aber, über deren wissenschaftliche Bestrebungen Fick sein Vernichtungsurteil gefällt hat, wird es, wie ich nach den Ausführungen dieser Schrift zu glauben wage, nicht falsch ausgelegt werden können, wenn sie ihren Weg ruhig weiter verfolgen, ohne sich um solche Art von Kritik künftig zu bekümmern.

Literaturverzeichnis.

1. Artom, C. Über ein Verfahren, die beschalten Eier von Ascaris meg. mit jedem gewünschten Konservierungsmittel zu fixieren. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 25. 1908.
2. Baltzer, F. Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. Arch. f. Zellforschung. Bd. 2. 1909.
3. Beneden, E. van. Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand et Leipzig. 1883.
4. Beneden, E. van et A. Neyt. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. roy. de Belg. 1887.
5. Bonnevie, K. Chromosomenstudien. Arch. f. Zellforschung. Bd. I. 1908.
6. Boveri, Th. Über die Befruchtung der Eier von Ascaris meg. Sitz.-Ber. d. Ges. für Morph. u. Phys. in München. Bd. 3. 1887.
7. —— Zellenstudien. I. Jena. 1887.
8. —— Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris meg. Anatom. Anz. Bd. 2. 1887.
9. —— Zellenstudien. II. Jena. 1888.
10. —— Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München. Bd. 5. 1889.
11. —— Zellenstudien. III. Jena. 1890.
12. —— Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier usw. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1895.
13. —— Die Entwicklung von Ascaris meg. mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. für C. von Kupffer. Jena. 1899.
14. —— Über die Polarität des Seeigeleies. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 34. 1901.
15. —— Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 35. 1902.
16. —— Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena. 1904.
17. —— Zellenstudien. V. Jena. 1905.
18. —— Zellenstudien. VI. Jena. 1907.
19. Boveri, Th. u. N. M. Stevens. Über die Entwicklung dispermer Ascariseier. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.
20. Child, C. M. Amitosis as a Factor in normal and regulatory Growth. Anat. Anz. Bd. 30. 1907.
21. Fick, R. Über die Eireifung bei Amphibien. Verh. d. Anatom. Ges. in Tübingen. Anat. Anz. Ergänzungsheft zu Bd. 16. 1899.

22. Fick, R. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion u. Vererbung. Arch. für Anat. u. Phys. Anat. Abt. Suppl. 1905.
23. —— Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Erg. d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 16. 1907.
24. Herla, V. Étude des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. de Biol. Tom. 13. 1893.
25. King, H. D. The Oogenesis of Bufo lentiginosus. Journ. of Morph. Bd. 19. 1908.
26. Moenkhaus, W. J. The development of the Hybrids between Fundulus heteroclitus and Menidia notata with especial Reference to the Behavior of the maternal and paternal Chromatin. Americ. Journ. of Anat. Vol. 3. 1904.
27. Nussbaum, M. Über Kern- und Zellteilung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 59. 1902.
28. —— Befruchtung und Vererbung. Anatom. Anz. Bd. 28. 1906.
29. Prowazek, S. Das Lecithin und seine biologische Bedeutung. Biol. Centralbl. Bd. 28. 1908.
30. Rabl, C. Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. 10. 1885.
31. —— Über »organbildende Substanzen« und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig. 1906.
32. Rückert, J. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. 7. 1892.
33. Stevens, N. M. On the Ovogenesis and Spermatogenesis of Sagitta bipunctata. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. 18. 1903.
34. Strassen, O. zur. Über die Riesenbildung bei Ascariseiern. Arch. f. Entwickl.-Mech. Bd. 7. 1898.
35. —— Die Geschichte der T-Riesen von Ascaris meg. Zoologica. Heft 40. Stuttgart. 1906.
36. Tellyesniczky, K. von. Die Entstehung der Chromosomen. Evolution oder Epigenese? Berlin, Wien. 1907.
37. Whitney, D. D. Artificial Removal of the green Bodies of Hydra viridis. Biol. Bull. Bd. 13. 1907.
38. Zoja, R. Sulla indipendenza della cromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. Anat. Anz. Bd. 11. 1895.

Tafelerklärung.

Alle Figuren beziehen sich auf *Ascaris megalocephala univalens*. Die Vergrößerung beträgt überall etwa 2000.

Tafel VII.

Fig. 1—8. In jeder von diesen Figuren zeigt *a* die Äquatorialplatte eines Eies in polarer Ansicht, *b* und *c* stellen die Schwesterkerne zweier 1/2-Blastomeren dar, gleichfalls in polarer Ansicht. Fig. 1—7 repräsentieren die sieben im Text (S. 184) unterschiedenen Gruppierungstypen; Fig. 8 gehört dem Typus 6 an.

Tafel VIII.

Fig. 9. Ei, in Teilung begriffen.

Fig. 10—14. Zweizellenstadium. Tochterchromosomen vor der Kernrekonstruktion. Fig. 14b zeigt die beiden Chromosomengruppen der Fig. 14a in der Richtung der Teilungsachse.

Fig. 15—19. Zweizellenstadium. Bildung der Kerne. In Fig. 19 sind nur die beiden Kerne gezeichnet.

Tafel IX.

Fig. 20—23. Zweizellenstadium. Ruhende Kerne.

Fig. 24—28. Zweizellenstadium. Kerne in Vorbereitung zur Teilung. Fig. 28b zeigt den linken Kern der Fig. 28a in andrer Ansicht.

Tafel X.

Fig. 29—38. *a* und *b* zeigen überall die beiden zusammengehörigen Schwesterkerne des Zweizellenstadiums. In Fig. 29—33 sind die Kerne in seitlicher, in Fig. 34—38 in polarer Ansicht gezeichnet.

Fig. 39. Übergang vom Zwei- zum Vierzellenstadium

Fig. 40—43. Äquatorialplatten des Zweizellenstadiums. *a* und *b* in jeder Figur gehören dem gleichen Keim an.

Tafel XI.

Fig. 44. Ruhender Kern einer ½-Blastomere.

Fig. 45—47. Zweizellenstadium. Die Kerne in Vorbereitung zur Teilung. Überall sind in der einen der beiden Blastomeren die Schleifen ineinander verhängt.

Fig. 48. Zweizellenstadium. Kerne in Vorbereitung zur Teilung.

Fig. 49. Kern einer ½-Blastomere in Vorbereitung zur Teilung.

Fig. 50. Desgleichen, aus einem andern Keim.

Fig. 51. Vierzellenstadium nach Erreichung der Rautenform. P_2 Stammzelle. *EMSt* Urzelle für Ento-Mesoderm und Stomodaeum. *A* und *B* primäre Ektodermzellen. *X* Diminutionskörner.

1a



1b



1c



2a



2b



2c



3a



3b



3c



4a



4b



4c



5ᵃ


5ᵇ


5ᶜ


6ᵃ


6ᵇ


6ᶜ


7ᵃ


7ᵇ


7ᶜ


8ᵃ


8ᵇ


8ᶜ


9

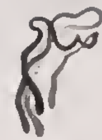


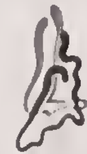
10



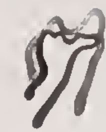


11





12





13





19

a



b



14a





15



16



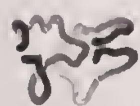
17



18



14b





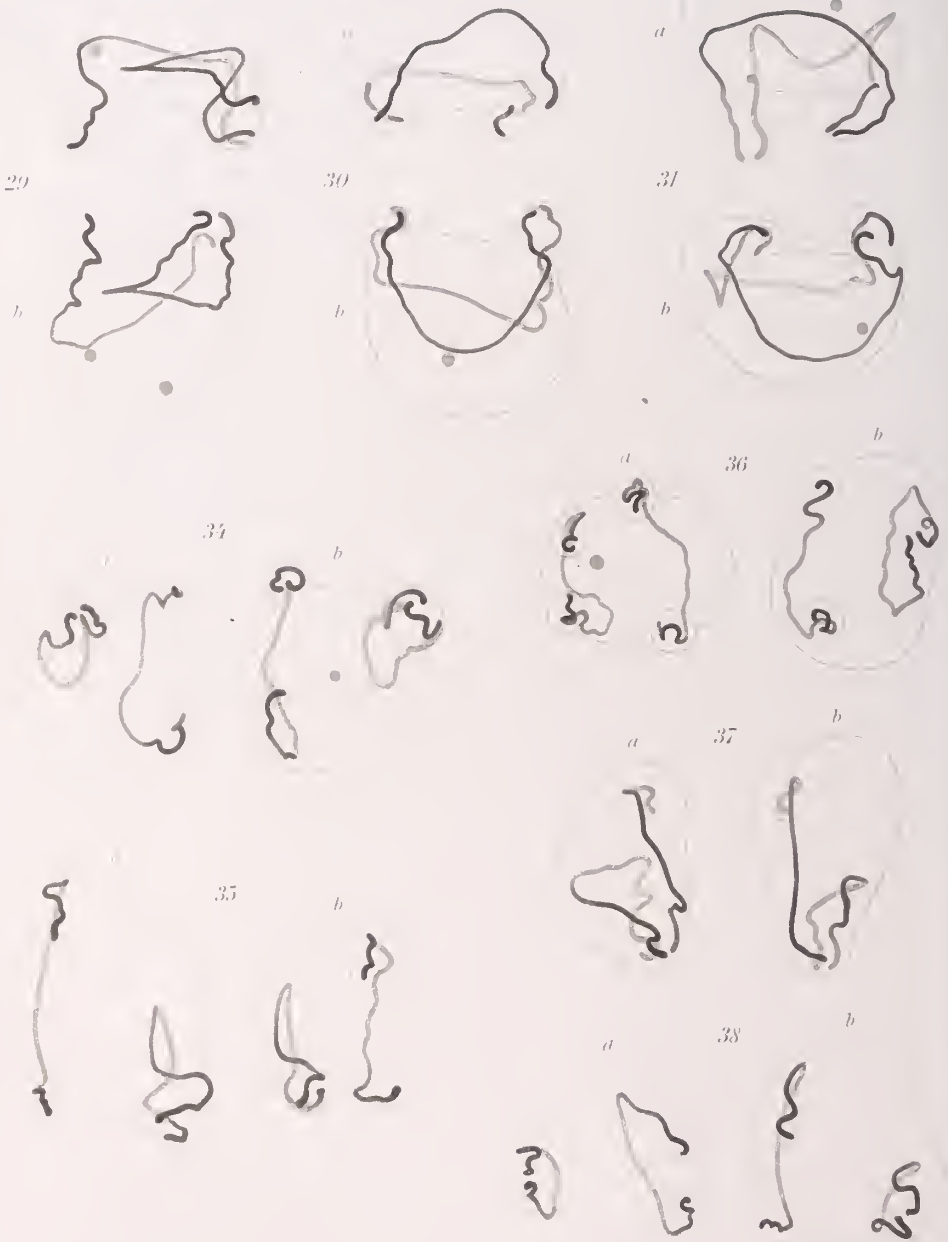









20
21
22
23
24
25
26
27
28a
28b


a
a
29
30
31
b
b
b
a
36
b
34
b
37
a
b
35
b
a
38
b





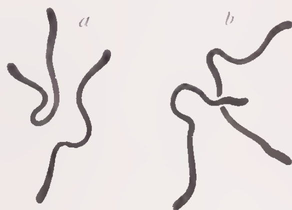
32

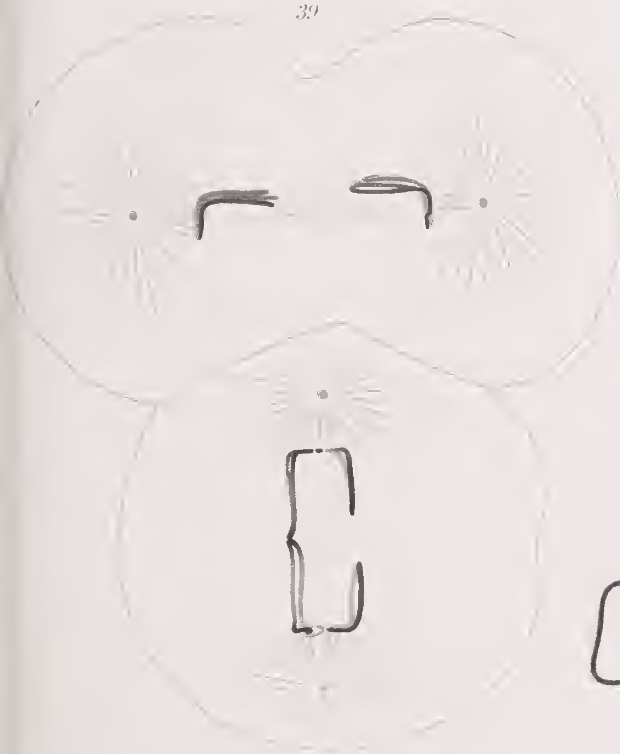
33

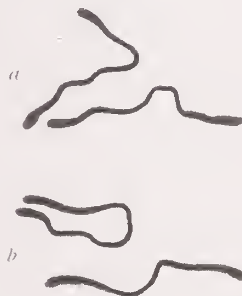


b











45



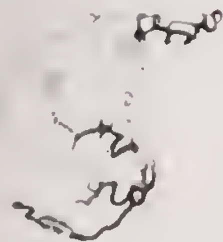


48





44 46





49 50





B × A

47







51







P₂

E.M.S.

Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse.

Von

W. B. von Baehr.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg.)

Hierzu Tafel XII—XV.

Die Untersuchungen über die Bildung der Sexualzellen bei Aphididen, deren wichtigste Resultate ich schon an andrer Stelle veröffentlicht habe (1908)[1], wurden unternommen in der Hoffnung, daß es uns vielleicht auch bei Hemipteren mit parthenogenetischen Generationen gelingen wird, in cytologischer Beziehung der Lösung des Problems der Geschlechtsbestimmung etwas näher zu kommen, wie dies bei ähnlichen Studien andrer Forscher an Hemipteren mit nur geschlechtlicher Fortpflanzung der Fall war. Die Befunde bei der letzteren Tiergruppe bilden ja bekanntlich die Grundlage für WILSONS (1906) geistreiche Hypothesen über die Geschlechtsbestimmung.

Meine Untersuchung wurde auf Anregung des Herrn Prof. BOVERI ausgeführt, und ich bin demselben für die zahlreichen Ratschläge und Unterstützungen und für das gütige Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, zu großem Dank verpflichtet.

[1]) W. B. VON BAEHR, Über die Bildung der Sexualzellen bei *Aphididae*. In: Zoolog. Anz. Bd. 33. 1908.

Technik.

Zum Studium der Eireifungserscheinungen der parthenogenetischen Eier von Aphididen benutzte ich hauptsächlich die aus dem Mutterleibe auspräparierten Embryonen. In den Eiröhren solcher Embryonen finden wir nicht nur Eier in allen Phasen der Reifung, sondern auch Furchungsstadien.

Als Fixierungsflüssigkeit diente das Flemmingsche Gemisch (starkes und schwaches), das Hermannsche Gemisch, die Sublimat-Essigsäure (Sublimat 5% und Essigsäure 5%) und das von Petrunkewitsch modifizierte Gilsonsche Sublimatgemisch. Die zwei ersteren Flüssigkeiten erwiesen sich als die besten. Um das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit zu erleichtern, habe ich gewöhnlich bei Embryonen den vorderen Körperteil entfernt oder die Eiröhren aus dem Embryo unter der Lupe herauspräpariert.

Zum Studium der Spermatogenese verwandte ich die gleichen Fixierungsmittel. Es wurden entweder ganze Embryonen oder nur Hoden, die ich den Embryonen oder den jungen Larven entnommen hatte, konserviert. Die Hoden der erwachsenen Imagines waren für unsre Zwecke unbrauchbar, da sie nur reife Spermien enthalten. Das in Paraffin eingebettete Material wurde in Schnitte von 3—5 μ Dicke zerlegt.

Zur Färbung der Schnitte habe ich hauptsächlich Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain und Safranin-Lichtgrün benutzt. Die Färbung der Mitochondrien erzielte ich mit der Eisenhämatoxylinfärbung in Hodenschnitten, die mit Flemmingscher Flüssigkeit fixiert waren.

Mit gutem Erfolg habe ich für Chromosomenstudien auch das A. Schneidersche Essigkarmin an frischem Material angewandt. Das Boraxkarmin benutzte ich wenig und nur für Totalpräparate.

Es sei schon hier bemerkt, daß ein Vergleich der sich entsprechenden Stadien von ein und demselben Objekt mir gezeigt hat, daß die Größe der Zellen und ihrer Kerne durch die verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten verschieden beeinflußt werden kann. Das Hermannsche Gemisch erhält, wie es scheint, die natürlichen Verhältnisse am besten, was sich auch z. B. darin äußert, daß man in somatischen und spermatogonialen Äquatorialplatten, wo nach andern Fixierungen die Chromosomen gewöhnlich zusammengedrängt erscheinen und es schwer ist, sie zu zählen, meistens sehr klare Bilder bei der Konservierung mit Hermannscher Flüssigkeit erhält. Die

FLEMMINGsche Flüssigkeit verursacht eine Schrumpfung. Bei der Essig-Karminmethode am frischen Material tritt eine Vergrößerung der Zelle ein.

Was die Chromosomengröße betrifft, so hängt sie bei der Eisenhämatoxylinfärbung auch einigermaßen vom Grad der Differenzierung ab.

Spezieller Teil.

Oogenese.

I. Ovarien.

a) Parthenogenetische Ovarien.

Als Material für das Studium der Eireifungserscheinungen bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern dienten mir bis jetzt drei Arten von Pemphiginen: *Schizoneura lanigera*, *Schizoneura ulmi*, *Pemphigus pyriformis* und zwei Arten von Aphidinen: *Aphis rosae* und *Aphis saliceti*.

Bei den von mir untersuchten Aphididen sieht man schon in sehr jungen Embryonen, wo noch erst die Ovarialröhren im ganzen nur aus der Endkammer bestehen, eine Differenzierung der Ovarialzellen, die genetisch wohl zusammengehören, in größere Zellen: Nährzellen oder Dotterzellen, und in kleinere Zellen, Oocyten. Die Nährzellen liegen im oberen Abschnitt des Ovariums, haben einen großen blassen Kern mit großem Nucleolus, der von kleinen Chromatinkörnchen umringt ist. Die Oocyten liegen im unteren Abschnitt der Endkammer und besitzen einen kleineren Kern. Plasma und Kern der Oocyten wachsen allmählich heran. Die größte Oocyte wird aus der Endkammer ausgestoßen, und indem sich das Epithel der Eiröhre zwischen ihr und der Endkammer einschnürt, entsteht das erste Eifach. Das Ei bleibt mit der Endkammer durch einen plasmatischen Strang verbunden.

Fig. 1 zeigt uns einen Längsschnitt durch eine solche parthenogenetische Eiröhre von *Schizoneura lanigera*. Die unterste Oocyte verläßt gerade die Endkammer. In der Fig. 2 ist ein Schnitt durch die Eiröhre von *Aphis rosae* auf einem etwas späteren Stadium dargestellt. Die Eiröhre hat hier außer der Endkammer auch schon ein Eifach, in welchem sich die älteste Oocyte abgeschlossen hat. Sehr schön kann man auf dieser Figur den plasmatischen Strang sehen, der von der Oocyte in die Endkammer hineinzieht. Über seine Nährfunktion

kann es, wie ich glaube, keinen Zweifel geben. In dem neugebildeten Eifach wächst das Ei noch sehr stark heran, bildet seinen einzigen Richtungskörper und durchläuft auch schon die ersten Stadien der embryonalen Entwicklung, ehe ein neues Eifach gebildet ist. Während der Embryo sich weiterentwickelt, trennt sich eine nächste Oocyte von der Endkammer, und so entstehen in gleicher Weise neue jüngere Eifächer usw.

b) Winterovarien.

Was die Winterovarien betrifft, so sind die großen Ovarialzellen im oberen Abschnitt auch sicher Nährzellen, die, wie die Schnitte durch ältere Ovarien zeigen, ihren Inhalt durch Vermittlung des Dotterstranges dem wachsenden Winterei abgeben. Ich verweise nur auf meine Fig. 4, welche einen Schnitt durch ein solches älteres Winterovarium von *Aphis saliceti* darstellt und bei derselben Vergrößerung wie die Fig. 1 und 2 gezeichnet ist. In Fig. 3 links sehen wir einen Schnitt durch ein junges Winterovarium von *Schizoneura lanigera*. Es ist hier der untere Abschnitt getroffen, in welchem die Oocyten liegen. In diesem Schnitt ist nur eine Nährzelle (*Nz*) zu sehen. Bei dieser Art, wie auch bei *Aphis saliceti*, wird nur ein Winterei gebildet (uniloculär), während die übrigen Oocyten, die im Endfach bleiben, degenerieren.

c) Literatur über die Ovarien der Aphiden.

Die Eiröhren der viviparen wie auch der oviparen Aphiden wurden schon von vielen Forschern untersucht, doch stimmen die Angaben über den histologischen Bau der Endfächer und die Deutung der Funktion der verschiedenen Elemente des Endfaches selten überein. Auf alle diese Arbeiten, die meistens nur eine historische Bedeutung haben, einzugehen, würde uns zuweit führen, daher beschränke ich mich nur auf das Wesentlichste der letzten drei Dezennien[1]).

Ich beginne mit den Untersuchungen Wills (1883). Vor ihm hatten die meisten Autoren angenommen, daß zwischen den Ovarien der viviparen und der oviparen Aphiden ein wesentlicher Gegensatz besteht, indem bei den letzten im Endfach außer den jungen Eian-

[1]) Eine ziemlich ausführliche Besprechung der älteren Literatur findet sich bei Balbiani (1870), Will (1883) und Witlaczil (1881, 1884).

lagen Dotterbildungszellen sich finden und das aus dem Ovarium ausgetretene Winterei mit demselben durch einen Dotterstrang in Verbindung steht, während es bei den ersten keine Dotterzellen und keinen Dotterstrang gibt und alle Zellen des Endfaches sich zu Embryonen entwickeln können. WILL studierte die parthenogenetischen Ovarien mehrerer Aphidenarten (*Aphis rosae*, *A. saliceti*, *A. pelargonii* u. a.). Bei seinen zuerst an älteren, dann an jungen Tieren und Embryonen angestellten Untersuchungen fand er im Endfache immer nur eine und dieselbe Art von Zellen; er konnte keinen Größenunterschied zwischen den Zellen feststellen und erklärte sie deshalb alle für Eianlagen, für primitive Eier. Er hielt es für möglich, daß bei einer längeren Lebensdauer des Tieres alle diese Eianlagen aufgebraucht werden und sich zu Embryonen entwickeln. Die Eianlagen liegen zuerst im Endfach gänzlich ungeordnet, später aber findet man, daß diese Zellen sich peripherisch um eine im Innern des Endfaches liegende homogene centrale Protoplasmamasse, welche WILL als Rhachis bezeichnet, angeordnet haben und mit dieser Masse durch Stiele in Verbindung stehen. Das aus dem Endfach in die Eikammer übergegangene junge Ei steht mit der centralen Protoplasmamasse durch ein ebensolches, nur längeres stielförmiges Gebilde (Eistiel) in Verbindung. — Die ausgetretenen Eizellen, welche durch einen Stiel mit der centralen Protoplasmamasse des Endfaches in Verbindung stehen, sind nach WILL gegenüber den Eianlagen im oberen Abschnitt bedeutend bevorzugt. Da nämlich die Zellen des sie einschließenden Epithels lange nicht so abgeplattet sind wie die Wandung oberhalb des jüngsten ausgetretenen Eies, so sind sie noch mehr dehnungsfähig und bieten dem Ei keine Hemmung in seinem Wachstum. Die einzelnen Eier können demnach das durch eigne Nahrungsaufnahme gewonnene Protoplasma für sich selbst verwerten und so an Größe zunehmen. Anders steht es nach WILL mit den in der Endkammer gebliebenen gestielten Eianlagen. Sie stehen hier unter dem großen Druck, den das ausgespannte Wandepithel des Endfaches auf sie ausübt; wenn sie neues Plasma erwerben, so wird ein großer Teil desselben oder wahrscheinlich ein Quantum alten Protoplasmas an die Rhachis abgegeben. Da aber die letztere unter demselben Druck wie die Eianlagen steht, kann das Plasma auch hier nicht bleiben und es geht durch Vermittlung der Eistiele ins Ei. Die Eier wachsen demnach sowohl durch eigne Assimilation als auch durch die Assimilation der Eianlagen. — WILL meint, daß die Deutung, welche er den Elementen des Endfaches bei viviparen Aphiden gegeben hat,

auch für die Elemente des Winterovariums zutrifft, es soll also auch dort der ganze Inhalt der Endkammer aus Eianlagen bestehen.

Eine ähnliche Auffassung hatte schon früher Balbiani (1870) für die Winterovarien ausgesprochen, indem er die miteinander verbundenen Zellen im Innern des Endfaches, die er, wie auch die zu Eiern sich entwickelnden Zellen, aus einer Mutterzelle durch Knospung entstehen läßt, nicht als Dotterzellen »cellules vitelligènes«, sondern als abortive Eianlagen, »ovules abortifs«, auffaßt. Balbiani spricht aber diesen »ovules abortifs« jede Bedeutung für die Ernährung des Eies ab und tritt entschieden der Auffassung des Verbindungsstranges (Eistieles) als eines Dotterstranges entgegen.

In einer Arbeit von 1881 behauptet Witlaczil, daß sich bei den viviparen Aphiden keine Nährzellen und keine Dotterstränge finden, in einer zweiten Arbeit (1884) berichtigt er jedoch diese Angaben dahin, daß auch bei den viviparen Aphiden die Einährzellen als größere Zellen am vorderen Pol des Endfaches in der Anlage vorhanden sind, daß sie aber nicht fungieren. Er bleibt aber bei der Behauptung, daß bei viviparen Aphiden keine Dotterstränge vorhanden sind, da der ursprüngliche Zusammenhang der Zellen des Endfaches, welche ja in der Mitte miteinander verschmolzen sind, von denjenigen dieser Zellen, welche sich zu Eiern entwickeln, aufgegeben wird. Die Einährzellen entwickeln sich nicht zu Embryonen.

Nach Miß Stevens (1905 a) besteht der Inhalt des Endfaches der viviparen und oviparen Aphiden nur aus einer Art von Zellen, nämlich Oocyten. Beiderlei Ovarien (parthenogenetische und Winterovarien) können ursprünglich in ihrem Bau identisch sein und der spätere Unterschied zwischen ihnen kommt dadurch zustande, daß sich bei den oviparen Weibchen im unteren Abschnitt des Endfaches immer eine Anzahl degenerierender Oocyten findet und daß die andern Oocyten kolossal an Größe zunehmen, bevor sie sich aus der Endkammer loslösen. Miß Stevens ist der Meinung, daß die Tatsache, daß ungefähr die Hälfte der Oocyten im unteren Abschnitt der jungen Winterovarien degenerieren, in zweierlei Weise erklärt werden könne. Entweder so, daß es sich hier um eine einfache Degeneration einer großen Anzahl von Oocyten eines gewöhnlichen parthenogenetischen Ovariums handelt, wodurch die übrigbleibenden Oocyten viel mehr Platz für ihr Wachstum erhalten, oder aber, daß im parthenogenetischen Ovarium zweierlei Eier vorhanden sind, solche, die zu ihrer Entwicklung einer Befruchtung bedürfen, und solche, welche sich parthenogenetisch entwickeln können, im vorliegenden Falle (bei

Winterovarien) aber degenerieren. Für die ursprüngliche Identität der beiderlei Ovarien spricht nach Miß STEVENS auch der Umstand, daß man, allerdings sehr selten, Individuen mit gemischten Ovarien findet, wie schon LEYDIG (1866) angegeben hatte. Miß STEVENS selbst hatte Gelegenheit, solche Ovarien bei zwei Weibchen von *Aphis rosae* zu beobachten. Diese Tiere wurden im Winter im Treibhaus auf einem Rosenstock gefunden, der seine Blätter verloren hatte und infolge der längeren Infektion von mehreren Generationen von Blattläusen schon beinahe ganz zugrunde gegangen war.

Die Zeichnung, welche Miß STEVENS in Fig. 1 von einem jungen parthenogenetischen Ovarium aus einem Embryo von *Aphis rosae* gibt, veranlaßt mich zu der Annahme, daß sie im Endfach die wirklichen Oocyten wohl nicht beobachtet und deshalb die größeren Zellen, Nährzellen, für Oocyten gehalten hat. Dafür spricht auch ihre Fig. 2, die eine Oocyte aus diesem Ovarium zeigen soll. Was ihre Abbildung des jungen Winterovariums von *Aphis rosae* (Fig. 19) anlangt, so sind die großen Zellen im oberen Abschnitt, die sie als die einzig entwicklungsfähigen Oocyten ansieht, nach meiner Überzeugung sicher auch Dotterzellen, aus denen sich nie ein Embryo entwickeln kann. Die kleineren Zellen, die sie im unteren Abschnitt abbildet, sind die Oocyten, von denen bei Formen mit uniloculären Eiröhren eine Zelle, bei Formen mit pluriloculären mehrere Zellen zu Wintereiern sich ausbilden, die übrigen degenerieren.

MORDWILKO (1907) gibt in seiner Arbeit über Biologie der Pflanzenläuse an, daß nur in Winterovarien Dotterzellen vorkommen. An Sagittalschnitten durch ovipare Weibchen von *Lachnus pinus* überzeugte er sich, daß sich der Inhalt der Endkammer durch den kurzen Eistiel in das Innere des Eies ergießt.

d) Bildung der Winterovarien bei *Schizoneura lanigera*.

Bei *Schizoneura lanigera* gelang es mir, auch die kleine rüssellose geschlechtliche Generation zu bekommen, indem ich die Mitte Oktober auftretenden geflügelten sexuparen Weibchen unter eine Glasglocke brachte und die Geburt der Jungen abwartete. Die geschlechtliche Generation war, soviel ich weiß, bis jetzt sicher nur von R. GOETHE (1883) gesehen worden[1]. Da er sie nur äußerlich unter-

[1]) BUCTON (1881) beschreibt im III. Band seiner Monographie der britischen Aphididen zwar die geschlechtliche Generation von *Schizoneura lanigera*, aber das von ihm auf Tafel 106 abgebildete Männchen ist sicher kein solches. Aus dem Text ergibt sich, daß ihm eine Angabe LICHTENSTEINS (von dem er auch

sucht hat und keine Begattung bei ihnen beobachten konnte, so war er mehr nur wegen der Analogie mit den andern *Pemphiginae* geneigt. sie für geschlechtliche Tiere zu halten, und zwar die größeren orangegelben für Weibchen, die kleinen olivgrünen für Männchen. Meine Beobachtungen bestätigen die Richtigkeit dieser Annahme. Jedes sexupare Weibchen gebiert acht Junge, entsprechend den acht Eiröhren. Diese Zahl stimmt nicht mit den Angaben von GOETHE, nach dessen Beobachtungen nur drei, im Maximum sechs Junge zur Welt gebracht werden. Die Embryonen werden gewöhnlich in Intervallen von ungefähr 15—25 Minuten abgelegt.

Voriges Jahr (1907) habe ich nur wenig frischgeborene Männchen und Weibchen beobachtet und wurde durch ein Männchen und ein Weibchen, welche mir in Copula zu sein schienen, veranlaßt, anzunehmen, daß bei geschlechtlichen Individuen von *Schizoneura lanigera* die Begattung bald nach der Geburt stattfindet, wofür auch die sehr frühe Bildung der Spermien in männlichen Embryonen zu sprechen schien. Da ich aber damals außer diesem Fall keine Begattung mehr zu sehen bekam und da jenes Pärchen von mir nicht genau untersucht wurde, so war ich etwas im Zweifel.

Als in diesem Jahre Ende September die sexuparen Weibchen erschienen, habe ich eine noch viel größere Anzahl von ihnen in Gefangenschaft genommen, um die Lebensweise der von ihnen geborenen geschlechtlichen Individuen sorgfältiger zu beobachten. Es erwies sich nun, daß die Männchen und die geschlechtlichen Weibchen mehrere Häutungen durchmachen und erst in der 2. Woche nach ihrer Geburt zur Begattung schreiten.

Zu dieser Zeit werden die Männchen auf einmal sehr lebhaft, verlassen ihre Versteckstellen, wo sie die Häutungen durchgemacht haben, laufen rasch herum, suchen die Weibchen auf und begatten sie. Ein Männchen begattet mehrere Weibchen. Die Weibchen gehen während der Ablage des einzigen großen Eies zugrunde. Ich fand sie immer in unmittelbarer Nähe des Eies, ganz zusammengeschrumpft, tot daliegen.

Die im vorigen Jahre vermutete Copulation bald nach der Geburt erkläre ich mir jetzt dadurch, daß die Tiere, da sie klebrig zur

---

die sexuparen Weibchen zugeschickt bekam), wonach die beiden Geschlechter rüssellos sein sollen, bekannt war, und daß er deswegen diese mit sehr langem Rüssel versehenen Individuen nur mit einer gewissen Reserve für Männchen erklärt. Die Arbeit LICHTENSTEINS, wo sich wahrscheinlich diese Angabe über die geschlechtliche Generation findet, konnte ich mir bis jetzt nicht verschaffen.

Welt kommen und dabei ungeschickt und träge sind, wenn sie einmal zufällig aneinanderkommen, sich längere Zeit zusammenhalten.

Embryonen, die ich aus den noch sehr jungen sexuparen Nymphen (die Flügelanlagen waren kaum unter der Lupe wahrnehmbar) auspräparierte, also die Embryonen, aus denen die Geschlechtstiere werden, zeigten mir auf den Schnitten, daß ihre Ovarien im Bau noch ganz den Ovarien der jungen parthenogenetischen Embryonen gleichen. Jederseits finden sich vier Endkammern, in denen die Differenzierung der Zellen in Dotterzellen und Oocyten schon vollzogen ist.

In den Embryonen, die den etwas älteren Nymphen (mit schon mehr ausgebildeten Flügelanlagen und Brustmuskulatur) entnommen wurden, sieht man, daß die meisten Eiröhren mehrkammerig sind und, wie gewöhnlich, sich furchende Eier einschließen und nur zwei Ovarien (eins jederseits) sich in große Winterovarien umbilden. Fig. 3 zeigt uns einen Schnitt, der den unteren Abschnitt eines solchen Winterovariums und einen Teil einer parthenogenetischen Eiröhre getroffen hat. In der parthenogenetischen Eiröhre ist das Endfach und das erste Eifach, in dem das Ei sich in Prophase zur Richtungsteilung befindet, zu sehen. Bei noch älteren geschlechtlichen Embryonen fand ich auf beiden Seiten ein Winterovarium mit schon mehr oder weniger entwickeltem Winterei; alle andern Eiröhren sind auf verschiedenen Stufen der Degeneration. Von den zwei Winterovarien kommt schließlich zur definitiven Ausbildung nur eins mit einem Ei: das andre Ovarium mit seinem Ei geht vollständig zugrunde. In diesem Zustand kommt das geschlechtliche Weibchen zur Welt.

Bei Witlaczil (1884) fand ich eine kurze Angabe über die Entwicklung der Winterovarien bei *Pemphigus spirothecae.* Bei Embryonen, aus denen weibliche Geschlechtstiere werden, fand er schon auf frühen embryonalen Stadien auf jeder Seite ein wohlentwickeltes Endfach, neben welchem noch ein in der Entwicklung zurückgebliebenes Endfach zu liegen schien. Auf den folgenden Stadien zeigen die beiden ersteren Endfächer eine Größenzunahme, und eine nicht unbedeutende Anzahl großer Zellen tritt in ihnen auf. Später erleidet das Endfach der einen Seite eine Rückbildung, während auf der andern Seite ein Ei zur Ausbildung kommt, das bereits im Embryo eine sehr bedeutende Größe erreicht.

Es scheinen also, soviel man aus den sehr kurzen Angaben von Witlaczil entnehmen kann, hier ähnliche Verhältnisse zu bestehen, wie ich sie bei *Schizoneura lanigera* gefunden habe.

II. Oocyten und Eier der parthenogenetischen Weibchen.

a) Pemphiginen.

Die Oogenese der parthenogenetisch sich entwickelnden Eier verläuft bei den drei von mir untersuchten Arten von Pemphiginen: *Schizoneura ulmi, Schizoneura lanigera* und *Pemphigus pyriformis* im wesentlichen sehr ähnlich. Ich gebe hier von jeder Art nur eine Anzahl von Stadien wieder, da eine ausführliche Darstellung aller Stadien die Zahl der Figuren übermäßig steigern würde.

Oogonienteilungen beobachtete ich bis jetzt nur gelegentlich auf frühen Embryonalstadien, wo die Ovarialanlagen erst gebildet wurden. Es sind gewöhnlich mehrere Oogonien zu gleicher Zeit in Teilung. Wie es scheint, bieten diese Teilungen nichts Besonderes dar.

Die Fig. 5 und 6 zeigen uns die Kerne von Oocyten, die einem ganz jungen Ovarium von *Schizoneura ulmi* entnommen sind. Die Chromosomen sind hier noch in Gestalt von Chromatinfäden um den Nucleolus angeordnet. In der Fig. 6 ist nur ein kleiner Teil der Chromosomen durch den Schnitt getroffen. Eine solche Oocyte wächst, die Chromatinfäden verkürzen sich, zeigen eine Längsspaltung, und der Nucleolus verschwindet (Fig. 7).

Derartige Stadien von Oocytenkernen findet man nur in ganz jungen Ovarien, in älteren Ovarien, welche schon ungefähr dem in der Fig. 1 dargestellten Stadium von *Schizoneura lanigera* entsprechen, enthalten die Oocytenkerne bereits abgerundete Chromosomen, deren Längsspaltung nur in seltenen Fällen und auch da undeutlich zu sehen ist. Solche Stadien zeigen uns die Fig. 8 und 9 für *Schizoneura ulmi*, die Fig. 16 und 17 für *Schizoneura lanigera* und die Fig. 22 für *Pemphigus pyriformis*. In einem derartigen Zustand des Kerns verläßt die schon ziemlich große Oocyte das Endfach und geht in das erste Eifach über, wo sie bald eine sehr beträchtliche Größe erreicht. Während dieses raschen Wachstums der Zelle vergrößert sich auch der Kern. Die Chromosomen verschwinden im Laufe der ganzen Wachstumsperiode nicht, sie werden nur größer, ihre Chromatinsubstanz wird lockerer, die Konturen verschwommen, und die Färbbarkeit wird geringer. Wie es scheint, erfahren auf diesen Stadien die Chromosomen bei *Pemphigus pyriformis* die wenigsten Veränderungen. Oft fand ich bei *Schizoneura ulmi* die Chromosomen zu einem Haufen in der Kernmitte zusammengeballt (Fig. 10), ein Bild, das einigermaßen an das Synapsisstadium erinnert, was aber

wohl nur dadurch zustande kommt, daß zu dieser Zeit der Kern gegen die Fixierungsflüssigkeit besonders empfindlich ist und die Chromatinelemente zusammenschrumpfen, ähnlich wie das Mc Clung, Meves u. a. für die Synapsis im allgemeinen annehmen. Diese Autoren erblicken in einer Chromatinzusammenballung nur ein Kunstprodukt. In unserm Falle kann es sich ja sowieso nicht um ein gegenseitiges Sichaufsuchen und eine Copulation der homologen Chromosomen handeln, da bei der Reifung parthenogenetischer Eier keine Reduktion in der Chromosomenzahl stattfindet. Es könnte also höchstens nur ein Austausch der Substanzen zwischen den Chromosomen in Frage kommen. Daß dieses Zusammenballen der Chromosomen keine besondere Bedeutung hat, ergibt sich wohl auch aus dem Umstande, daß bei andern Pemphiginen: *Schizoneura lanigera* (Fig. 18 und 19) und *Pemphigus pyriformis* auf entsprechenden Stadien die Chromosomen gewöhnlich isoliert im Kern liegen. — Nachdem das Ei eine beträchtliche Größe erreicht hat, wandert sein Kern an die Peripherie. Bald verkleinert sich der Kern, die Chromosomen werden wieder kleiner und kompakter. Zu dieser Zeit vereinigen sich die kleinen Vacuolen, die allmählich im Eiplasma entstanden sind, miteinander zu einer großen Vacuole. Die Richtungsspindel bildet sich, wie es scheint, direkt aus dem Kern, wie das auch für andre Tiere oft beschrieben wurde. Centrosomen und Strahlungen habe ich nie auf diesen Stadien beobachtet. Fig. 11 zeigt uns die Polansicht der Äquatorialplatte eines Eies von *Schizoneura ulmi*, Fig. 21 eines Eies von *Schizoneura lanigera* und Fig. 23 von *Pemphigus pyriformis*. Ich möchte schon jetzt den Leser auf die verschiedene Größe der Chromosomen, besonders in Fig. 23, aufmerksam machen.

Fig. 20 stellt die Seitenansicht der Richtungsspindel von *Schizoneura lanigera*, Fig. 24 von *Pemphigus pyriformis* dar. Beide Spindeln sind auf dem Stadium der Metaphase. Ein etwas späteres Stadium, nämlich die beginnende Anaphase, ist in Fig. 12 bei der gleichen Ansicht für ein Ei von *Schizoneura ulmi* abgebildet. Die Tochterchromosomen stehen in beiden Platten einander gegenüber.

Auf den folgenden Stadien, bei vorgerückter Anaphase, sieht man, daß in der Tochterplatte, welche den Eikern bilden soll, die Chromosomen sich immer mehr konzentrieren, während die Chromosomen des Richtungskörpers breit an der Peripherie des Eies liegen (Fig. 13, *Schizoneura ulmi*; Fig. 25, *Pemphigus pyriformis*). In Fig. 14 (*Schizoneura ulmi*) haben wir ein Stadium, das bald auf die Ausstoßung des Richtungskörpers folgt. Hier wird gerade der Eikern rekonstruiert,

indem sich um seine Chromosomen eine Membran bildet. Der Eikern ist noch mit der andern Tochterplatte (Richtungskörper) durch einen achromatischen Kegel verbunden. — Nun rückt der Eikern allmählich wieder ins Centrum des Eies. Seine Chromosomen lösen sich auf, und es folgt ein Ruhestadium. Der Richtungskörper, der jetzt schon eine kompakte stark färbbare Chromatinmasse darstellt, wird wieder in das Ei aufgenommen, wo er degeneriert (Fig. 15, *Schizoneura ulmi*; Fig. 29, *Pemphigus pyriformis*). Noch vor der Ausbildung der ersten Furchungsspindel konnte ich bei einigen Kernen an den Polen eine Plasmastrahlung beobachten. Fig. 15 (*Schizoneura ulmi*) zeigt uns ein Stadium, wo der Kern in der Prophase der ersten Furchungsteilung sich befindet und an seinen Polen deutliche Strahlungen auftreten. Links, nahe der Peripherie, liegt der Richtungskörper. — An der ausgebildeten Spindel treten diese Strahlungen noch stärker hervor, wie dies in Fig. 26, die eine Metaphase der ersten Furchungsspindel von *Pemphigus pyriformis* darstellt, und in Fig. 27, welche die darauffolgende Anaphase der gleichen Species zur Anschauung bringt, gut zu sehen ist. Auch bei späteren Furchungsteilungen ist die Strahlung sehr deutlich.

R. Hertwig hat darauf hingewiesen, daß das gewaltige Wachstum der Oocyten der Lehre von der Kernplasmarelation scheinbar widerspreche; und, wie schon Boveri die Riesenzellen bei den Säugetieren (1904, S. 94—96) auf Grund der Befunde M. Heidenhains dadurch erklärte, daß durch eine Reihe abortiver Teilungen das Chromatin auf ein Vielfaches vermehrt werde und dementsprechend nun auch das Plasma wachse, glaubt R. Hertwig auch in der Oogenese solche abortive Teilungen[1]) annehmen zu müssen, und er findet hierfür in gewissen cytologischen Befunden, so besonders von Carnoy und Lebrun, Giardina u. a., eine Stütze.

Meine Objekte geben für diese Annahme keine Anhaltspunkte.

b) Aphidinen.

Die zwei von mir untersuchten Aphidenarten: *Aphis rosae* und *A. saliceti* verhalten sich im allgemeinen ähnlich wie die Pemphiginen, im einzelnen aber bieten sie einige Unterschiede.

Bei *Aphis rosae* ist das Chromatin der Oocytenkerne zu kompakten Chromosomen zusammengezogen, wie dies in Fig. 2 zu sehen

---

[1]) Auch Woltereck (1898) hatte schon das sogenannte diplotäne Stadium der Oocyten im Sinn einer abortiven Teilung gedeutet.

ist, welche eine ziemlich junge Eiröhre mit einem erst vor kurzem abgeschnürten ersten Eifach darstellt. Im Eifach dauert bei Aphiden die Wachstumsperiode des Eies, wie es scheint, viel länger als bei Pemphiginen, es werden dabei auch die Chromosomen viel mehr in Anspruch genommen.

Mit der Zunahme des Plasmas wächst der Kern, seine Chromosomen vergrößern sich und lockern ihr Chromatin; zu einer gänzlichen Auflösung der Chromosomen kommt es aber, soweit meine Beobachtungen reichen, nicht. Fig. 30 zeigt uns ein Bild, das durch die Beschaffenheit der Chromosomen und ihr Zusammenballen im Centrum des Kerns sehr an das oben besprochene Wachstumsstadium des Eies von *Schizoneura ulmi* (Fig. 10) erinnert. Auf späteren Stadien lockert sich das Chromatin der Chromosomen noch mehr. Fig. 31 stellt eine Prophase der Richtungsteilung dar. Die Chromosomen liegen im Kernbläschen zerstreut, sie sind nur blaßgefärbt und haben zackige Konturen. Die größeren Chromosomen stellen ziemlich lange Schleifen dar und sind aus Chromatinkörnern zusammengesetzt. Die Zahl der Chromosomen hier festzustellen, ist schwierig, und zwar um so mehr, da man zwischen den blaßgefärbten Elementen auch intensiv (mit Safranin) gefärbte rundliche Körperchen findet, die einerseits als kleine Chromosomen, andrerseits als Nucleolen aufgefaßt werden können. In Fig. 32 ist gerade der Moment zu sehen, wo sich die Richtungsspindel bildet. Dieses Bild eben sowie auch einige andre ähnliche gaben mir die Veranlassung, anzunehmen, daß bei diesen Tieren die Spindel direkt aus dem Kern entsteht.

Ich führe hier, um den Unterschied in den Chromosomengrößen zu zeigen, noch die Fig. 33 an, welche die Äquatorialplatte eines Furchungskerns darstellt. Wir sehen hier zwei Paar große, ein Paar mittelgroße, zwei Paar kleine Chromosomen.

Die Reifung der parthenogenetischen Eier von *Aphis rosae* wurde schon von Miß Stevens (1905) und Stschelkanovzew (1904) studiert.

Meine Untersuchungen stimmen in manchen Punkten mit denen der beiden genannten Forscher nicht ganz überein.

Miß Stevens hält, wie ich das schon früher erwähnt habe, alle Zellen des Ovariums für Oocyten. Bevor die Oocyte in die Wachstumsperiode übergeht und das Endfach verläßt, weist sie nach der Darstellung dieser Autorin einen ruhenden Kern auf, von dem sich nur der große Nucleolus mit Eisenhämatoxylin färben läßt. Wenn die Oocyte in die Wachstumsperiode übergeht, verläßt sie das End-

fach, in ihrem Kern verschwindet der Nucleolus und es treten Chromosomen auf, die während der ganzen Wachstumsperiode als kompakte, intensiv färbbare Elemente nachweisbar sind. Das Ei nimmt rasch an Größe zu, sein Kern nähert sich der Peripherie und bildet die einzige Richtungsspindel, wobei keine Reduktion stattfindet. — Die Zellen mit ruhenden Kernen und großen Nucleolen, welche Miß Stevens bei ihrer Darstellung als Ausgangsstadium annimmt, sind, wie ich das schon früher auseinandergesetzt habe, keine Oocyten, sondern Nährzellen. Daran, daß Miß Stevens in den Kernen dieser Zellen bei der Eisenhämatoxylinfärbung nur den Nucleolus gefärbt bekam, ist wohl die zu starke Differenzierung schuld. Ferner zeigen meine Präparate, daß die Chromosomen während des Wachstums der Eizelle eine ziemlich starke Umgestaltung erfahren. Der ganze Wachstumsprozeß bis zur Bildung des Richtungskörpers verläuft gerade bei dieser Species nicht so rasch und einfach, wie es Miß Stevens schildert.

Stschelkanovzew beschäftigt sich nicht mit den Zellen der Endkammer, sondern verfolgt die Oocyte erst von dem Moment an, wo sich das erste Eifach ausbildet. Seine Fig. 1, die eine solche Oocyte darstellt und eigentlich ungefähr unsrer Fig. 30 entsprechen sollte, zeigt ein Bild, welches mit unserm wenig Ähnlichkeit hat. Im Keimbäschen ist keine Spur von Chromosomen zu sehen, es sind nur in der Kernmitte einige kleine Körnchen vorhanden. Außer diesen Körnchen, welche Stschelkanovzew für den winzigen Rest des sich auflösenden Chromatinfadens hält, liegen an der Peripherie der Kernmembran auf diesem Stadium einige »Nucleoli und Chromatinkörnchen von verschiedener Größe«. Auf dem nächsten Stadium (Fig. 2) findet Stschelkanovzew, daß in der Mitte des Kerns das Chromatin schon vollständig verschwunden ist, an der Peripherie des Kerns gleich unter der Membran sieht man aber jetzt zahlreiche Nucleoli (Chromatinnucleoli). Stschelkanovzew zieht den Schluß, daß die Mehrzahl dieser peripherischen Nucleolen selbständig an der Kernmembran entsteht, und zwar als kleinste Körnchen, die sich später dem Centrum nähern und sich unterwegs allmählich vergrößern. »Das neue Chromatin kristallisiert sich sozusagen an der Peripherie des Keimbläschens in Form kleinster Körnchen aus, die später anwachsen, ähnlich wie dies R. Hertwig für die Bildung der Chromosomen in der reifenden Cyste von *Actinosphaerium* beschrieben hat.« — Stschelkanovzew glaubt, daß die Entstehung neuer Nucleolen im Keimbläschen im Zusammenhang mit der Vacuolisierung

des Eiplasmas steht und daß man deswegen wohl berechtigt ist, anzunehmen, daß das Keimbläschen das neue Chromatinmaterial für die Chromosomenbildung aus dem Plasma bezieht.

Während der weiteren Entwicklung (seine Fig. 3, 4) nähern sich die Nucleoli mehr und mehr dem Centrum des Kerns, fließen zu Chromatinfäden zusammen, welch letztere wahrscheinlich einen einzigen zusammenhängenden Faden darstellen, der also sein Chromatin größtenteils einer Neubildung verdankt. Der so entstandene Chromatinfaden zerfällt später in 14 Chromosomen.

Wie diese Differenzen zwischen Stschelkanovzew und mir bezüglich des Chromatins der Oocyten zu erklären sein könnten, vermag ich nicht zu sagen. Bilder, wie Fig. 1 und 2 von Stschelkanovzew, sind mir nie zu Gesicht gekommen; vielmehr vermochte ich stets schon in den Oocyten der Endkammer distinkte Chromosomen nachzuweisen und ebenso während aller folgenden Stadien bis zur ausgewachsenen Oocyte.

Meine Beobachtungen über die Oogenese von *Aphis saliceti* sind noch etwas lückenhaft. Auch hier fand ich die Differenzierung der Zellen in Nährzellen und in eigentliche Oocyten. Die Zahl der letzteren ist viel geringer als bei den Pemphiginen; auch *Aphis rosae* hat eine größere Anzahl von Oocyten. Eine Zelle aus einer jungen Genitalanlage mit sechs deutlichen Chromosomen ist in Fig. 34 abgebildet. Fig. 35 zeigt eine junge Oocyte aus der Endkammer, wo ein centraler Nucleolus zu sehen ist, von dem radienartig chromatische Stränge ausgehen.

Während des Wachstums zeigt sich der geformte Inhalt des Kerns (abgesehen vom Nucleolus) zu unregelmäßigen Strängen oder körnigen Massen angeordnet (Fig. 36—38), die nicht näher zu analysieren sind. In Fig. 37 sehen wir im Plasma nahe der Peripherie einen rundlichen, homogenen Körper. Es ist dies wahrscheinlich der sogenannte Dotterkern. Im allgemeinen wird angenommen, daß er aus dem Kern entsteht. Ich habe bis jetzt diesem Gegenstand noch zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt, um hierüber etwas Bestimmtes aussagen zu können, und möchte deshalb nur mitteilen, daß ich auf etwas früheren Stadien der Wachstumsperiode diesen Körper öfters sehr nahe an der Kernmembran liegend fand. Auch in Zellen des jungen Endfaches beobachtete ich mehrmals Bilder, die etwas an jene von Goldschmidt (1905 b), z. B. Fig. 4 seiner Arbeit über Embryonalentwicklung von *Zoogonus mirus*, erinnern.

Fig. 39 zeigt die Äquatorialplatte der Richtungsteilung und die folgende Fig. 40 die Äquatorialplatte eines Furchungskerns.

Als auf eine abnorme Erscheinung möchte ich noch auf die Fig. 41 hinweisen, die eine kegelförmige »Spindel« bei der Reifungsteilung darstellt. Zwei von den Chromosomen zeigen an den Enden, welche der Basis des Kegels zugewandt sind, eine Spaltung. Es ist mir aufgefallen, daß das Ei, welches diese Spindel enthält, für das Stadium der Richtungsteilung außerordentlich groß ist. Vielleicht hängen beide Tatsachen kausal zusammen. BALTZER (1908) hat angegeben, daß in Seeigeleiern die durch Schütteln künstlich erzeugten Monasterfiguren von sehr langer Dauer sind. Auch in unsrer Figur haben wir es mit einer Art von Monaster zu tun, und es ist sehr zweifelhaft, ob dieses Ei überhaupt einen Richtungskörper bilden könnte. So wäre es denkbar, daß diese abnorme Teilungsfigur schon sehr lange besteht und das Ei, dem von außen beständig Nährstoffe zugeführt werden, ein Wachstum erfährt, welches normalerweise erst den Embryonen zugute kommt.

Es sei hier erwähnt, daß schon vor längerer Zeit VON ERLANGER und LAUTERBORN (1897) ähnliche Figuren unter dem Namen »Richtungskegel« als ein normales Vorkommnis für die parthenogenetisch sich entwickelnden weibchenerzeugenden Eier von *Asplanchna priodonta* beschrieben haben. So trat natürlich die Frage auf, ob diese Figur auch in unserm Falle normal sei. Allein ich habe sie nur dieses einzige Mal neben sonst völlig typischen Richtungsspindeln gefunden.

III. Die Chromosomen.

Die Chromosomenzahl beträgt sowohl in den somatischen Zellen wie auch in der Keimbahn und in den reifen Eiern bei *Schizoneura ulmi* (Fig. 8 und 11) und *Schizoneura lanigera* (Fig. 19 und 21) 12, bei *Pemphigus pyriformis* (Fig. 23 und 28) 20, bei *Aphis rosae* (Fig. 32 und 33) 10 und bei *Aphis saliceti* (Fig. 39 und 40) 6. Hier sei aber sofort bemerkt, daß das nur für die weiblichen Individuen und für die weibchenerzeugenden Eier zutrifft. Da, wo ich Gelegenheit hatte, auch die männlichen Embryonen und ihre Keimzellen zu untersuchen, nämlich bei *Aphis saliceti*, stellte sich, wie ich das im nächsten Kapitel ausführen werde, heraus, daß die Zahl der männlichen Chromosomen nicht 6, sondern 5 ist. Schnitte, die mit Eisenhämatoxylin oder Safranin gefärbt, und ebenso frische Präparate, die mit Essigkarmin behandelt wurden, stützen die an andern Objekten gewonnene Hypothese, daß zu jedem Chromosoma ein ihm ungefähr gleich großes homologes gehört. Bei *Schizoneura lanigera* und *Aphis*

saliceti treten die Größenunterschiede der Chromosomen zwar nicht besonders, aber doch genügend hervor, so daß man bei genauer Betrachtung ziemlich sicher die sich paarweise entsprechenden homologen Elemente zusammenstellen kann. Bei *Schizoneura ulmi* sind ein Paar großer und noch mehr ein Paar ganz kleiner Chromosomen auffallend.

Ein paarmal fand ich bei dieser Art statt der gewöhnlichen Zahl 12 nur 11 Chromosomen. Fig. 9 zeigt uns eine solche Oocyte mit nur 11 Elementen. Da die Embryonen, bei denen ich diese unpaare Chromosomenzahl fand, eigentlich noch nicht zu der sexuparen Generation gehören können, so ist es vielleicht möglich, anzunehmen, daß hier eine Copulation von zwei homologen oder eine Assoziation von zwei nichthomologen[1]) Chromosomen stattgefunden hat. Möglich ist es aber auch, anzunehmen, daß es bei *Schizoneura ulmi* Individuen mit verschiedener Zahl von Chromosomen gibt, nämlich Weibchen mit 12 und 11 Chromosomen, ähnlich wie das Wilson (1907a, 1907b) für *Metapodius* festgestellt hat, wo z. B. bei *M. terminalis* die somatische Chromosomenzahl in den Männchen 22, 23, bei Weibchen 22, 25 beträgt.

Aphis rosae erlaubte mir, in ihren Kernen 4 große, 2 mittlere und 4 kleine Chromosomen deutlich zu unterscheiden (Fig. 33). Diese Chromosomenzahl und ihre Größenunterschiede stimmen mit den Angaben von Miß Stevens (1905a) überein. Stschelkanovzew dagegen zählt bei *Aphis rosae* in der Prophase und in der Äquatorialplatte der Richtungsteilung 14 Chromosomen und in der Prophase der ersten Furchungsteilung nur 11 Chromosomen, von denen er 3 als doppelwertig ansehen möchte[2]).

Hewitt (1906) stellt in seiner Arbeit über die Parthenogenese bei Insekten die Zahl der Chromosomen bei *Aphis rosae* im Gegensatz zu Stschelkanovzew und in Übereinstimmung mit Stevens (1905a) auf 10 fest.

Ein besonders günstiges Objekt in dieser Hinsicht ist auch *Pemphigus pyriformis.* Das konstante Vorkommen von vier großen, zwei

---

[1]) Eine Assoziation der nichthomologen Chromosomen miteinander scheint in der Spermatogenese der Insekten öfters vorzukommen, und ist schon von De Sinety (1902) bei Phasmiden, von Mc. Clung (1905) bei Orthopteren, von Wilson (1907a) bei Hemipteren beschrieben worden.

[2]) Miß Stevens gibt in ihrer zweiten Arbeit (1906a) zwei Abbildungen (siehe Fig. 15 und 16a, 16b) für das parthenogenetische Ei von »green rose aphid« und nimmt für diese Art als konstante Chromosomenzahl gleichfalls 14 an.

mittleren und verschiedenen Stufen von kleineren Chromosomen sowohl in den jüngeren und älteren Oocyten, in den Äquatorialplatten der Reifungsspindel und der Furchungskerne, als auch in somatischen Zellen schon ziemlich weit entwickelter Embryonen schließt den Gedanken an Zufälligkeiten vollkommen aus[1]. Beim Vergleich der Chromosomen von verschiedenen Zellgenerationen zeigt sich, daß die Gestalt und absolute Größe sich wohl ändern kann, die Größenverhältnisse aber im wesentlichen die gleichen bleiben. Es finden sich dieselben Größentypen immer wieder. Diese Tatsachen machen es auch für unsre Objekte höchst wahrscheinlich, daß jedem mütterlichen, vom Ei kommenden Chromosoma ein morphologisch gleiches, vom Spermium kommendes väterliches entspricht (Montgomery 1901).

Miß Stevens hat viele Aphidenarten untersucht (hauptsächlich Spermatogenese) und kam zu dem Ergebnis, daß jede *Aphis*-Art nicht nur durch konstante Zahl, sondern auch durch die Gestalt und Größe der Chromosomen charakterisiert ist. Wenn die Chromosomenzahl bei zwei Arten die gleiche ist, gebe es immer gewisse Unterschiede in Form und Größe der Chromosomen, entsprechend den äußerlichen Unterschieden der Art. Die Annahme, daß man vielleicht die verschiedene Chromosomenzahl bei zwei verwandten Arten dadurch erklären kann, daß hier einem Chromosoma einer Species mehrere, z. B. zwei bis drei Chromosomen in der andern entsprechen, weist sie aus dem Grunde zurück, weil der Vergleich entsprechender Stadien ihr gezeigt hat, daß es hier nicht nur einen Unterschied in der Zahl, sondern auch in der Quantität des Chromatins gibt.

Ich habe bis jetzt nur wenige Formen untersucht und konnte mir deswegen noch nicht ein ganz bestimmtes Urteil über diese wichtige Frage bilden. Was die Arten *Aphis saliceti* und *Aphis rosae* betrifft, möchte ich annehmen, daß sich hier doch vielleicht ganz gut eine Homologisierung durchführen ließe. Wenn wir z. B. die Fig. 33 und 40, welche die Äquatorialplatten von Furchungskernen darstellen, miteinander vergleichen, so gewinnen wir den Eindruck, daß den vier großen Chromosomen bei *Aphis rosae* vier große Chromosomen bei *Aphis saliceti* entsprechen und die zwei mittelgroßen und vier kleinen der ersten Species dadurch zustande gekommen sind, daß jedes Chromosoma von dem dritten Paar bei *Aphis saliceti* dort

[1] *Pemphigus spirothecae* weist, so viel ich aus einigen Schnitten, die ich durch den Embryo machte, schließen kann, dieselbe Zahl von Chromosomen und die gleichen Größentypen derselben auf wie *Pemphigus pyriformis*.

in drei Chromosomen zerlegt ist, nämlich in ein mittelgroßes und zwei kleine. Oder, was für unsre Betrachtung das gleiche wäre, daß immer drei Chromosomen von *Aphis rosae* sich bei *Aphis saliceti* zu einem einzigen verbunden hätten. Bei *Pemphigus pyriformis* und *Pemphigus spirothecae* finden wir unter den vielen Chromosomen auch vier große und zwei mittelgroße. Vielleicht kann man diese sechs Chromosomen auf die sechs größeren Chromosomen bei *Aphis rosae* zurückführen. Vielleicht bringt eine weiter ausgedehnte vergleichende Untersuchung Licht in diese noch sehr dunklen Verhältnisse.

Mit der Besprechung der Arbeiten von Miß STEVENS und STSCHELKANOVZEW habe ich eigentlich schon die ganze neuere Literatur über die Eireifung der viviparen Aphididen erschöpft. Es bleiben noch ein paar Worte über die früheren Arbeiten zu sagen.

BLOCHMANN (1887) war der erste, der sich mit der Eireifung bei Aphiden beschäftigt hat und feststellte, daß die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier des viviparen Weibchens (*Forda formicaria* und eine nicht näher bestimmte Art auf *Ipomoea rubrocoerulea*) nur einen Richtungskörper, die befruchtungsbedürftigen Eier der geschlechtlichen Weibchen (*Aphis aceris*) dagegen zwei Richtungskörper bilden. Erst 16 Jahre später fand sich ein Nachuntersucher, indem PETRUNKEWITSCH (1903), beeinflußt durch seine Ergebnisse bei der Eireifung der parthenogenetischen Drohneneier und gestützt auf sehr wenige Stadien der Eireifung bei viviparen Individuen von *Rhopalosyphum nymphaeae*, die Angaben von BLOCHMANN anzuzweifeln versuchte und glaubte, in diesen Eiern eine »Richtungscopulationsspindel« gefunden zu haben. Nach Analogie mit seinen Beobachtungen an Bieneneiern schloß er, daß bei *Rhopalosyphum nymphaeae* zwei Richtungskörper gebildet werden, von denen der erste sich wieder teilt, und es tritt dann seine innere Hälfte mit dem zweiten Richtungskörper in Copulation.

Spermatogenese.

Zum Studium der Spermatogenese habe ich nur *Aphis saliceti* benutzt. Diese Blattlaus ist, wie es scheint, auch von Miß STEVENS (1906 a) untersucht worden (»Harpswell willow aphid«).

Die jungen kegelförmigen Spermatogonien liegen in ihren Cysten zu mehreren zusammen in solcher Anordnung, daß die spitzen Enden der Zelle nach dem Centrum der Cyste konvergieren und hier untereinander zusammenhängen. Die Wand jeder Spermatogoniencyste wird von wenigen großen Epithelzellen gebildet.

Am verjüngten Pole der Spermatogonie färbt sich das Plasma intensiver und enthält mitochondrienartige Einlagerungen in Gestalt von kleinen Körnchen. Die deutlichsten Mitochondrien bekam ich auf Präparaten, die nach Fixierung mit FLEMMINGscher Lösung mit Eisenhämatoxylin behandelt worden waren. Nach Fixierung im HERMANNschen Gemisch wird hier das Plasma etwas diffus geschwärzt. Safranin färbt diese Einlagerungen im Plasma nicht, was vielleicht gegen ihre Entstehung aus dem Kernchromatin spricht. Außerdem liegt hier im Plasma gewöhnlich nahe am Kern ein kleiner runder Körper (Fig. 43), der sich mit Eisenhämatoxylin und Safranin intensiv färbt — »chromatischer Körper«. In manchen Spermatogonienzellen fand ich diesen Körper ganz dicht an der Kernmembran liegend und oft mit dem Nucleolus durch einen Strang verbunden, so daß es den Eindruck machte, als stamme er aus dem Kern und bilde ein Ausscheidungsprodukt des Nucleolus. Selten erscheinen diese Körper in größerer Anzahl. Ich beobachtete ähnliche Körper auch auf späteren Stadien, z. B. Fig. 53, 67, 75, 84. Es ist aber schwer festzustellen, ob es die gleichen sind, die wir in Spermatogonien antreffen, denn es ist möglich, daß sie durch die Tätigkeit des Nucleolus in Spermatocyten neu gebildet wurden.

Ähnliche Gebilde beschreibt auch SCHÄFER (1907) bei Spermatogonien von *Dytiscus*, jedoch mit dem Unterschied, daß er sie oft aus mehreren einzelnen Mitosomen zusammengesetzt fand. SCHÄFER meint, daß diese Gebilde als bloße Stoffwechselprodukte des Plasmas anzusehen und mit den sogenannten »chromatoiden Nebenkörpern« zu identifizieren seien, wie sie überall in den Zellen gleichsam als extranucleäre Nucleolen, besonders in den Spermatiden infolge der hier aufs höchste gesteigerten Stoffumsetzung in Erscheinung treten, um schließlich zu zerfallen und aus dem Zellkörper ausgestoßen zu werden.

WASSILIEFF (1907) nimmt an, daß bei *Blatta germanica* die Nucleolen auch schon in Spermatogonien einen Teil ihrer Substanz ins Plasma abgeben können und so vielleicht das erste Blastem der Mitochondrien bilden. Die Nucleoli in den Spermatogonien und jungen Spermatocyten sind nach WASSILIEFF bei *Blatta* von zweierlei Beschaffenheit. Die einen sind kugelig und färben sich stärker als die andern, welche halbkugelförmig sind. Sehr häufig fand WASSILIEFF sowohl in Spermatogonien als auch in jungen Spermatocyten nur halbkugelförmige Nucleolen, die kugelförmigen fehlten dagegen vollkommen. Möglicherweise sind da die kugeligen in

feine Körnchen aufgelöst und aus dem Kern ins Plasma ausgestoßen worden[1]).

Bei meiner Untersuchung benutze ich hauptsächlich zwei Färbungen: Eisenhämatoxylin und Safranin-Lichtgrün, daher kann ich die Frage nach der Nucleolennatur nicht ganz bestimmt beantworten. Eisenhämatoxylin ist dazu ganz ungeeignet, da, wie bekannt, alle Strukturen von gewisser Dichtigkeit diese Farbe intensiv festhalten können, und daraus, daß einzelne Strukturen in ihrem Farbenton einige Unterschiede aufweisen, einen Schluß zu ziehen, ob es sich um Chromatin oder um Plastin handelt, wie es WASSILIEFF macht, halte ich nach meinen Erfahrungen für verfehlt.

Die Doppelfärbung Safranin-Lichtgrün ist in dieser Beziehung schon günstiger, obgleich sie, wie es scheint, auch nicht ganz zuverlässig ist.

Es ergibt sich nämlich bei dieser Färbung, daß sich der Nucleolus gewöhnlich anders färbt als das Chromatin, und daß, je stärker die Chromosomen ausgebildet sind, um so mehr der Nucleolus eine plasmatische Färbung (blaß graugrün) annimmt. Das kann man wohl so deuten, daß man in ihm, wenigstens auf gewissen Stadien, nicht eine rein achromatische Substanz erblicken darf, sondern daß auch ein Teil des Chromatins darin aufgespeichert ist. Dafür sprechen auch die Bilder, welche uns die jungen Oocyten zeigen, und die ich in Fig. 5 abgebildet habe. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß die sich ausbildenden Chromosomen ihre Substanz aus dem Nucleolus beziehen; auch später stehen sie mit dem Nucleolus mittels dünner Fäden in Verbindung (Fig. 6).

Die großen Spermatogonienkerne am breiteren Ende der Zelle, nahe der Oberfläche der Cyste gelegen, sind kugelförmig und enthalten einen rundlichen Nucleolus sowie kleine Chromatinkörnchen, die dem Kerngerüst eingelagert sind (Fig. 43). Während der Ausbildung der Chromosomen ist der Nucleolus noch als ein kompakter Körper sichtbar (Fig. 45), später, bevor sich noch die Kernmembran löst, verschwindet er spurlos (Fig. 46). In den Prophasen (Fig. 45, 46)

---

[1]) Scheinbar ähnliche chromatoide Körper sind öfters bei der Spermatogenese der Wirbeltiere beschrieben worden (MEVES 1899, VAN MOLLÉ 1906, DUESBERG 1908, A. u. K. E. SCHREINER 1908 u. a.). SCHREINERS glauben festgestellt zu haben, daß bei *Myxine* der aus den Kernen der Spermatocyten stammende chromatoide Körper auf einem gewissen Spermaditenstadium Pseudopodien bildet, und daß durch sie das Hineintreten des Körpers in den Kern vermittelt wird. Das Hineinwandern dieses Körpers in den Kern sei wahrscheinlich für die Kondensation des letzteren von Bedeutung.

sowie auch in den Äquatorialplatten (Fig. 47, 48) der spermatogonialen Teilungen konnte ich bei der untersuchten *Aphis saliceti* immer nur fünf Chromosomen zählen, im Gegensatz zu der Zahl sechs, die oben für die Eier und somatische Zellen der Weibchen angegeben wurde. Auch in den somatischen Zellen der männlichen Embryonen stellte ich die Zahl fünf fest (Fig. 94)[1].

Die Spermatogonienteilungen finden bei *Aphis saliceti* in großen Zellkomplexen statt. Während dieser Teilungen färbt sich das Zellplasma schwächer, und die Zellgrenzen sind oft weniger scharf, so daß der Inhalt der Cyste fast den Eindruck eines Syncytiums macht. Während der Teilungen der Spermatogonien vergrößern sich die Spermatogoniencysten, die Spermatogonien selbst werden aber immer kleiner (Fig. 44).

Mit dem Übergang in die Wachstumsperiode beginnen die Zellen sich zu vergrößern. Sie haben während der Vermehrungsperiode schon ihre rosettenförmige Anordnung verloren, hängen nicht mehr zusammen und nehmen jetzt eine mehr kugelige Gestalt an (Fig. 49, 50, 51). Der zugespitzte Pol der Zelle rundet sich allmählich ab, er bleibt aber durch die Mitochondrien, die jetzt in viel größerer Menge als in Spermatogonien auftreten, deutlich gekennzeichnet. In jungen Spermatocyten fand ich oft Bilder, wo die Anhäufung der Mitochondrien so dicht an dem Kern liegt, daß die Kernmembran hier undeutlich erscheint, z. B. Fig. 49, 50. Bekanntlich haben Goldschmidt (1905 a, 1905 b), Popoff (1907), Wassilieff (1907) u. a. auf Grund ähnlicher Bilder bei andern Objekten die Lehre aufgestellt, daß die Mitochondrien aus Kernsubstanz (Chromatin) entstehen. Ein sicherer Nachweis des direkten Zusammenhanges dieser Gebilde mit dem Kernchromatin scheint mir aber bis jetzt noch nicht erbracht, und die Lage allein genügt wohl nicht, um ihre chromatische Natur zu beweisen, um so weniger, da die Untersuchungen andrer Forscher ergeben haben, daß bei gewissen Objekten die Mitochondrien nicht in der nächsten Umgebung des Kerns dicht an seiner Membran entstehen, sondern von Anfang an zerstreut im Plasma zu finden sind (Meves 1900, 1907, Duesberg 1907 u. a.).

Schnitte aus demselben Material (mit Flemmings Gemisch konserviert), die ich mit Safranin-Lichtgrün färbte, zeigten mir, daß sich

[1]) Nach mündlicher Mitteilung hat Miß Stevens bei einer neuerlichen Untersuchung der Spermatogenese von verschiedenen Aphiden gleichfalls gefunden, daß im männlichen Geschlecht ein Chromosoma weniger vorhanden ist als im weiblichen.

hier diese Mitochondrien nicht, wie man, wenn sie Chromatin darstellen, erwarten sollte, rot färben, sondern ich fand an diesen Stellen das Plasma etwas dunkler (geschwärzt durch Osmium) mit grünlichem Ton (Plasmafärbung). POPOFF (1907) gibt an, daß er in Geschlechtszellen bei *Paludina vivipara* und *Helix pomatia* mit Safranin ganz die gleichen Mitochondrienbilder erhielt wie mit Eisenhämatoxylin. WASSILIEFF (1907) betont ausdrücklich, daß bei *Blatta germanica* bei einer Färbung der Mitochondrien alle Kernfarbstoffe versagen mit Ausnahme von Eisenhämatoxylin, wenn es nach der Konservierung mit FLEMMINGS Gemisch angewandt wird.

Nach Fixierung mit dem HERMANNschen Gemisch treten die Mitochondrien nicht deutlich hervor, sondern an den ihnen entsprechenden Stellen erscheint das Plasma nur etwas dunkler.

Der Kern enthält auf diesem Stadium ein Gerüstwerk mit Chromatinkörnchen und einem Nucleolus (Fig. 49, 50, 51). Später kondensiert sich das Chromatin (Fig. 52), der Nucleolus verschwindet und allmählich differenzieren sich die einzelnen Chromosomen immer deutlicher heraus (Fig. 53—60). Es entstehen drei Chromosomen; zwei größere und ein kleineres. Nachdem in den Spermatogonien stets fünf Elemente zu zählen waren, sind die beiden ersteren wohl als bivalent zu betrachten, das kleine als ein univalentes Heterochromosoma. Die Chromosomen haben zuerst verschwommene Konturen, zeigen eine Zusammensetzung aus kleinen Chromatinkörnchen, sind schleifenförmig gewunden oder gekrümmt, später verkürzen sie sich zu geraden Stäbchen. In frühen Stadien der Prophase (Fig. 53 bis 58) sowie auch unmittelbar vor der Auflösung der Kernmembran (Fig. 61) zeigt sich an den Chromosomen eine deutliche Duplizität. In den Zwischenstadien (Fig. 59, 60) ist sie nicht wahrzunehmen, was vielleicht auch teilweise von der Fixierung und Färbung herrührt.

Ob die Spalte zwei der Länge nach kopulierte homologe Chromosomen trennt, oder ob es sich um eine gewöhnliche Längsspaltung zweier mit den Enden verkitteter Chromosomen handelt, konnte ich bis jetzt nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Für die erste Annahme kann ja wohl der Umstand angeführt werden, daß ich immer in einem Spermatocytenkern nur zwei so breit gespaltene Chromosomen fand und das dritte kaum eine Andeutung davon zeigte. Derartige Stadien wie Fig. 53, 58 findet man überhaupt ziemlich selten. Ich fand allerdings auch ein paar Kerne, wo alles, was ich an chromatischem Material in ihnen beobachten konnte, eine deutliche Duplizität aufwies (Fig. 58); aber gerade hier war ich nicht ganz sicher, ob wirklich

alle drei Chromosomen zu sehen waren und nicht vielleicht nur Abschnitte der beiden großen. Die Essigkarminmethode, die ich vor allem deshalb anwandte, weil man hier sicher sein kann, alles Chromatin des Kerns vor sich zu haben, gab mir bis jetzt in dieser Hinsicht keine klaren Bilder. Nach Miß STEVENS (1905 a, 1906 a) sollen in den Spermatocyten erster Ordnung nach dem Ruhestadium die Chromosomen im Kern zerstreut sein, und erst unmittelbar vor der Teilung erfolge die Längspaarung. In dieser Hinsicht stehen sonach meine Beobachtungen in einem ziemlich starken Gegensatz zu den ihrigen. Dagegen stimme ich darin mit ihr überein, daß die bivalenten Chromosomen — nach meinen Befunden also nur zwei von den dreien — sich mit ihrer Längsrichtung senkrecht zur Spindelachse einstellen. In meiner Fig. 65, wo nur zwei Chromosomen abgebildet sind, sieht man an einem von ihnen diese Stellung sehr deutlich. Fig. 62 zeigt uns eine Spermatocyte, die durch das Mikrotommesser angerissen wurde und in der die Chromosomen aus ihrer Lage in der Äquatorialplatte verschoben sind, wodurch die beiden bivalenten in Seitenansicht zum Vorschein kommen. In Fig. 64, 66, 67 erblickt man diese beiden Chromosomen von ihren Enden. Fig. 63 stellt die Polansicht der Äquatorialplatte dar.

Bei Eisenhämatoxylinfärbung sieht man an beiden Polen der Spindel kleine kugelige Centrosomen (Fig. 67). Die Mitochondrien sind wie früher auf den einen Pol der Zelle konzentriert (Fig. 67). Beim Fortschreiten der Teilung sieht man, wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung beschrieben und durch Figuren erläutert habe, daß die Spermatocyte sich nicht in zwei gleiche Tochterzellen teilt, wie man zuerst erwarten möchte (Fig. 64—67), sondern in eine größere, die den Pol mit Mitochondrien enthält, und eine kleinere (Fig. 68—77). Die zwei größeren Elemente zerfallen nun in ihre lange schon sichtbaren Hälften, welche in regulärer Weise auf die beiden Tochterzellen verteilt werden. Das Heterochromosoma dagegen macht nur einen Versuch zur Teilung. Es streckt sich in die Länge, als sollte es sich ganz symmetrisch auf die beiden Tochterzellen verteilen (Fig. 66—68, 72, 73), wird aber später, wenn die kleinere Zelle schon beinahe von der größeren abgeschnürt ist und nur durch eine enge Brücke noch mit ihr in Verbindung steht, in die größere zurückgezogen (Fig. 70, 71, 74). So entstehen zweierlei ungleiche Spermatocyten zweiter Ordnung: größere, welche drei Chromosomen, Mitochondrien und viel Plasma besitzen, und kleinere, die nur zwei Chromosomen und wenig Plasma erhalten haben (Fig. 75). Während

der Anaphase erscheinen an den Chromosomen Bläschen (Fig. 69), die später zusammenfließen, und es entsteht so eine Kernvacuole, bevor die Tochterzellen ganz getrennt sind.

Was die eigentliche Ursache solcher inäqualer Teilungen des Kerns und des Plasmas der Zelle ist, ist schwer zu sagen. Wie bekannt, werden für die verschiedenen Fälle inäqualer Zellteilungen verschiedene Faktoren als Ursache angenommen. Da, wo in der Zelle eine ungleichmäßige Verteilung von Dottersubstanz vorkommt, nimmt man wohl mit Recht an, daß diese Ungleichmäßigkeit die Größe der Teilungsprodukte bestimmt, z. B. bei der Furchung der Froscheier (O. HERTWIG 1897). — Auf sehr viele Objekte ist aber diese Erklärung nicht anwendbar, es kommen da andre Faktoren in Betracht, so z. B. beschreibt GOLDSCHMIDT (1905 b) bei der Eireifung und Furchung von *Zoogonus* und *Polystomum*, daß die Centrosomen von Anfang an von gänzlich verschiedener Größe sind und daß die Größe der Centrosomen bei diesen Objekten der Größe der aus der Teilung entstehenden Zellen proportional ist (Heterocentrie). Ähnliches beobachtete BRESSLAU (1904) bei *Mesostomum*. Für andre Fälle wird angenommen, daß, obgleich die Centrosomen keinen Unterschied in der Größe zeigen, die Centren während der Mitose mit ungleicher Kraft wirken und so eine inäquale Teilung verursachen (Nematoden, ZIEGLER 1895, ZUR STRASSEN 1896). Alle diese Erklärungen der Ursachen der inäqualen Zellteilung passen für unsern Fall nicht. In unsern Spermatocyten steht die Spindel völlig symmetrisch in der Zelle, und, soviel meine Präparate zeigen, ist zwischen den Centrosomengrößen an beiden Polen kein Unterschied vorhanden und also keine Heterocentrie zu bemerken. Die so oft bei den Eiern vorkommende ungleiche Anhäufung von Dotter kommt hier selbstverständlich nicht in Betracht. Man kann aber vielleicht annehmen, daß hier die ungleichmäßige Lagerung der Mitochondrien in der Zelle eine Rolle spielt, denn nur dadurch unterscheiden sich sichtbar die beiden Pole.

Was die inäquale Verteilung des Chromatins betrifft, so scheint mir, daß hierfür in erster Linie die Univalenz des Heterochromosoma in Betracht kommt, denn die andern Chromosomen teilen sich ja symmetrisch. Daß dieses Heterochromosoma, welches anfangs von Spindelfasern der beiden Pole in gleicher Weise in Anspruch genommen wird, später immer in die größere Zelle eingezogen wird, entscheidet wahrscheinlich die Lagerung der Mitochondrien an dem betreffenden Pol.

Meves (1907) meint, ausgehend von der durch Koltzoff begründeten Anschauung, daß die Mitochondrien »formative Zellelemente repräsentieren, deren hauptsächlichste Bedeutung in der Bildung eines festen Skelettes liegt«, daß bei den inäqualen Teilungen der Spermatocyten im Bienenhoden die Mitochondrien eine Rolle spielen. Es ließe sich nämlich nach Meves denken, daß diese Gebilde, »indem sie an demjenigen Ende, welches der sich bildenden Knospe zugekehrt ist, Fortsätze vorstrecken, die Vortreibung der Knospe, wenn nicht bedingen, so doch wenigstens erleichtern«. Bei der inäqualen Teilung der Spermatocyten von *Aphis saliceti* liegen die Mitochondrien an dem Pole, welcher der Stelle, wo sich die kleine Zelle abschnürt, entgegengesetzt ist. Sie schicken keine Fortsätze in diese Zelle. Wenn man die Mitochondrien als ein festes Skelett auffassen will, dann möchte ich eher glauben, daß in unserm Falle ihre Rolle nicht darin besteht, daß sie die Vortreibung eines Teiles der Zelle bedingen oder doch wenigstens erleichtern, sondern sie halten im Gegenteil das Plasma der Zelle in der Umgebung des einen Poles fest, so daß trotz der Homocentrie und normaler Spindelstellung keine äquale Teilung der Zelle stattfinden kann.

Nach der Trennung tritt in den größeren Spermatocyten II. Ordnung, die allein zur weiteren Entwicklung fähig sind, ein Ruhestadium ein (Fig. 76, 78); die kleineren Spermatocyten degenerieren[1], indem ihr Chromatin sich in stark färbbare Klumpen zusammenballt (Fig. 78) und das Plasma bei einigen von ihnen schon ziemlich rasch sich auflöst. Nur sehr selten beobachtete ich bei den kleineren Spermatocyten einen Versuch zur weiteren Entwicklung; über die Prophase zur II. Teilung (Fig. 91, 92) brachten sie es aber nicht.

Die größeren Spermatocyten II. Ordnung erfahren nun die zweite Reifungsteilung, die in einer Längsteilung der Chromosomen besteht. Fig. 79 zeigt uns eine Spermatocyte, deren Kern sich in der Prophase befindet. Fig. 80 stellt eine Seitenansicht und 81 eine Polansicht der zweiten Reifungsspindel dar. Jede Spermatide erhält die gleiche Zahl von Chromosomen (Fig. 82, 83).

---

[1] Außer der konstanten Degeneration der kleinen Spermatocyten II. Ordnung können auch die ganzen Cysten einem Zerfallprozeß anheimfallen. Diese letztere Degeneration steht wohl mit ungünstigen Ernährungsverhältnissen im Zusammenhang, sie ist eine sowohl in der Spermatogenese als auch in der Oogenese ziemlich bekannte Erscheinung. — Als eine andre pathologische Erscheinung wäre noch das Vorkommen von zwei- oder mehrkernigen Spermatocyten zu erwähnen, die, wie es scheint, durch eine Unterdrückung der Teilung des Zellkörpers zustande kommen.

Die meisten Präparate, in denen ich die Stadien der II. Reifungsteilung fand, eigneten sich nicht zum Studium der Mitochondrien, da sie nicht entsprechend behandelt worden waren. Aus den wenigen Präparaten, die in FLEMMINGS Gemisch konserviert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren, kann ich aber schon jetzt ziemlich sicher schließen, daß die Mitochondrien hier nur sehr schwach hervortreten.

Während der Anaphase bildet sich um die Chromosomen eine Kernvacuole (Fig. 84, 85), in der noch eine Zeitlang die einzelnen Chromatinelemente, wenn schon mit verschwommenen Konturen, zu sehen sind. Dann tritt der Kern wieder in das Ruhestadium, es bildet sich ein Nucleolus und ein Kerngerüst. Dicht an der Kernmembran liegt der »Nebenkern« in der Form eines Bläschens, dessen Wand aus einer mit Eisenhämatoxylin starkfärbbaren Substanz besteht (Fig. 86). Die meisten neueren Autoren lassen den Nebenkern aus den Mitochondrien entstehen, was vielleicht auch für unser Objekt zutrifft. Schon in den Spermatocyten I. Ordnung, wo die Mitochondrien an dem einen Pole konzentriert sind, sah ich in ihrer Mitte manchmal eine Art von Vacuolen. Jedenfalls bildet sich der Nebenkern nicht aus den Resten der Spindel, wie das in der neuesten Zeit (1907) Miß BORING für die mit den Aphiden nahe verwandten Membraciden angibt. Über die weiteren Stadien der Umwandlung der Spermatiden in Spermien kann ich, obgleich in dieser Beziehung meine Untersuchungen bis jetzt nur ganz flüchtig sind, bereits mitteilen, daß die Angabe von Miß STEVENS, daß bei der Ausbildung der Spermien von Aphiden keine der sonst für Insekten beschriebenen »accessorischen Strukturen« zu beobachten seien, nicht ganz zutrifft, da außer dem erwähnten Nebenkern auf späteren Stadien auch ein Achsenfaden (Fig. 90) nachweisbar ist. Während sich die Spermatide in die Länge auszieht (Figg. 87, 88, 89, 90), verschwindet der Nebenkern: seine Flüssigkeit wird, wie es scheint, an das Plasma abgegeben, und die Wand zerfällt in kleine Körnchen. Das weitere Schicksal der Spermatiden habe ich nicht verfolgt.

Bekanntlich teilt sich das Heterochromosoma auch bei sehr nahe verwandten Insekten (wie z. B. *Alydus* und *Archimerus*), bei den einen (*Alydus*) in der ersten, bei den andern (*Archimerus*) in der zweiten Reifungsteilung (WILSON 1905b). Wenn nun bei *Aphis saliceti* die Teilung des Heterochromosoma in der ersten Reifungsspindel versucht, aber erst bei der zweiten Teilung zustande gebracht wird, so könnte man geneigt sein, dies so zu erklären, daß wir hier einen Übergang von dem einen zu dem andern Modus vor uns haben. Da aber andrer-

seits bei der zweiten Teilung der Spermatocyten eine Längsspaltung der Chromosomen erfolgt und sich bei dem Heterochromosoma bei der ersten Spermatocytenteilung der Versuch einer Spaltung in der Querrichtung andeutet, so kann man wohl die beiden Prozesse nicht identifizieren. Vielleicht läßt sich das Verhalten des Heterochromosoma bei der ersten Spermatocytenteilung lediglich auf mechanischen Zug an beiden Enden und nicht auf eine autonome Spaltung des Chromosomas, wie wir das im allgemeinen für die Spaltung der reifen Chromosomen annehmen müssen (Boveri), zurückführen. Dafür spricht auch der Umstand, daß, wie das oben schon besprochen wurde, in gewissen Stadien der Prophase zur ersten Teilung in Spermatocytenkernen außer den zwei breitgespaltenen Chromosomen auch das dritte einen feinen Längsspalt aufweist. Auch in den späteren Stadien, wie z. B. Fig. 72, kann man eine feine Spalte im Heterochromosoma wahrnehmen. Solche Bilder sind zwar sehr selten, und ich bekam sie nur auf Präparaten, die mit Subl. + Eisessig fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren. Manchmal war auch in den Essig-Karminpräparaten etwas Ähnliches zu beobachten.

Von großer Wichtigkeit ist es nun, daß Morgan (1908) in einer kurzen Mitteilung für eine nicht näher angegebene Art von *Phylloxera* Verhältnisse beschreibt, die mit den von mir bei *Aphis saliceti* gefundenen offenbar sehr große Ähnlichkeit haben. Auch hier sind in den somatischen Zellen des Weibchens sechs, in denen des Männchens nur fünf Chromosomen zu zählen. In den Spermatocyten I. Ordnung sind es drei, die Morgan ganz ebenso beurteilt, wie ich in meinem Fall, nämlich als zwei bivalente und ein univalentes. Das letztere hinkt bei der Teilung nach und zieht sich ganz zuletzt nach dem einen Pol zurück. Die Tochterzelle, welche nur zwei Chromosomen erhielt, ist, genau wie bei *Aphis saliceti*, erheblich kleiner und degeneriert.

Nun kommt allerdings ein noch problematischer Punkt. Bei *Aphis saliceti* und *Phylloxera* werden die Männchen ebenso wie die Weibchen auf parthenogenetischem Wege von demselben Weibchen erzeugt. Es muß also in jedem einzelnen Fall die weibliche Keimzelle allein die dem Geschlecht entsprechende Chromosomenzahl (sechs und fünf) bestimmen. Wie und wann das geschieht, konnte ich bis jetzt nicht aufklären. Es liegt die Annahme sehr nahe, welche auch Morgan (1908) für Phylloxeren als Vermutung ausspricht, daß in den zu Männchen bestimmten Eiern das sechste Chromosoma (Partner des Heterochromosoma) bei der Reifung mit dem Richtungskörper aus

dem Ei ausgeschieden wird. Irgendwelchen cytologischen Beweis dafür haben wir bis jetzt noch nicht. Im Gegenteil fand ich in einem Ei von *Aphis saliceti* eine Chromosomenzahl, die für ein noch vor der Richtungskörperbildung stattfindendes Verschwinden des sechsten Chromosoma spricht. Wie Fig. 42 zeigt, sind hier statt sechs, wie ich in andern Eiern von dieser *Aphis*-Art fand, nur fünf Chromosomen vorhanden. Aus diesem einzigen Falle möchte ich aber nicht schon irgend einen Schluß ziehen. — Um diese Frage zu lösen, wird man übrigens wohl besser solche Arten von Aphiden heranziehen, die nach Angaben von Miß Stevens zweierlei sexupare Weibchen haben: solche, die nur Männchen und solche, die nur Weibchen erzeugen. Bei *Aphis saliceti*, wo in demselben Individuum Männchen und Weibchen (die letzten in Mehrzahl) erzeugt werden, ist die Aussicht, die entscheidenden Stadien zu finden, sehr viel geringer.

Allgemeiner Teil.

Über die Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung.

Was den Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes der Keimzellen anlangt, sind, wie bekannt, verschiedene Möglichkeiten denkbar[1]. Man kann annehmen, daß das Geschlecht bereits entweder im unbefruchteten Ei oder im Spermium prädestiniert ist, so daß es weder durch die Vereinigung mit der andern Geschlechtszelle noch durch irgendwelche andre Faktoren umgestimmt werden kann (progame Geschlechtsbestimmung[2]). Nach der andern Annahme erfolgt die Geschlechtsbestimmung erst bei der Befruchtung, so daß erst in dem befruchteten Ei das Geschlecht endgültig determiniert ist (syngame Geschlechtsbestimmung). Nach einer dritten Annahme hätte selbst das befruchtete Ei noch kein definitiv bestimmtes Geschlecht, erst die verschiedene Einwirkung der äußeren Einflüsse während der Entwicklung des Embryo sei für die Geschlechtsbestimmung entscheidend (epigame Geschlechtsbestimmung).

Was die letztere Annahme betrifft, so zeigen die Untersuchungen der neueren Zeit sowohl auf zoologischem als auch auf botanischem

[1] Über das Problem der Geschlechtsbestimmung sind in letzter Zeit mehrere sehr ausführliche Zusammenfassungen erschienen. Ich verweise nur auf Korschelt u. Heider 1902, 1903; Häcker 1902, 1907; Beard 1902, v. Lenhossek 1903; O. Schultze 1903; Castle 1903; Bayer 1904; Hertwig 1905, 1906, 1907; Wilson 1906, Strasburger 1900; Correns 1907.

[2] Ich folge hier der Nomenklatur von Häcker (1902).

Gebiet, daß es bei streng geschlechtlich getrennten Individuen bis jetzt noch nicht gelungen ist, durch Abänderung der äußeren Bedingungen eine sichere epigame Bestimmung des Geschlechtes herbeizuführen [1]. Theoretisch halten aber auch jetzt einige Forscher, von verschiedenen Gesichtspunkten ausgehend (z. B. Wilson, R. Hertwig, Correns), diese Möglichkeit nicht für ausgeschlossen. Im Embryo eines getrenntgeschlechtlichen wie auch eines hermaphroditischen Individuums sind die Anlagen für beide Geschlechter vorhanden, nur mit dem Unterschied, daß sich bei der Diöcie die Anlage für das eine Geschlecht im aktiven, für das andre im latenten Zustand befindet. Dafür spricht die seit langem bekannte und schon von Darwin hervorgehobene Tatsache, daß oft bei älteren Individuen oder bei Individuen, deren Genitalorgane degeneriert sind oder welche kastriert wurden, die sekundären Charaktere des entgegengesetzten Geschlechtes zur Ausbildung gelangen. Dazu gehören auch die Fälle des gelegentlichen Hermaphroditismus der Geschlechtsorgane (z. B. bei Fröschen) sowie auch das Vorkommen von Rudimenten der Sexualorgane des andern Geschlechts, eine Erscheinung, die auch bei höheren Säugetieren die Regel bildet. Bei Regenerationsversuchen mit *Ophryotrocha puerilis* beobachtete F. Braem (1893) nach der Durchschneidung eines großen von legereifen Eiern erfüllten Weibchens, daß es sein Geschlecht geändert hatte: die Eier verschwanden allmählich, und aus den indifferenten Keimzellen entwickelten sich Spermien, dabei wurde das Tier kleiner und schmächtiger und also auch äußerlich einem Männchen ähnlich. Einen weiteren Beweis bietet auch die von Darwin festgestellte Tatsache, daß bei dem Bastard zwischen Haushahn und Fasanenhenne das Männchen die sekundären Geschlechtscharaktere des Fasans zeigt, also diese männlichen Geschlechtscharaktere mußten hier durch die Fasanmutter vererbt worden sein.

Auch auf botanischem Gebiet findet man viele Belege für die Ansicht, daß ein diöcischer Organismus Anlagen für die Charaktere beider Geschlechter birgt; dies erscheint ja nicht so auffallend, da die meisten Botaniker darüber einig sind, daß der zwitterige Zustand bei den höheren Pflanzen primär, der getrenntgeschlechtliche sekundär ist, und daß es zwischen beiden zahlreiche Übergänge gibt. Auf die nähere Diskussion dieser Frage kann ich hier nicht eingehen und verweise deshalb auf die Arbeit von Correns (1907).

---

[1] Ich verweise auf die Arbeiten von Beard, Bayer, Schultze, Strasburger.

Da wir hier über die Wirkung der äußeren Einflüsse auf das Geschlecht sprechen, so wird es vielleicht auch am Platze sein, einige Worte zu sagen über die Versuche, durch Einfluß der äußeren Faktoren (wie Temperatur, Ernährung usw.) auf die Eltertiere das Geschlecht der Nachkommenschaft zu determinieren. Sie brachten uns bis jetzt noch wenig sichere Resultate. Die so oft als Beispiel zitierte Beobachtung an *Hydatina senta*, daß bei niederer Temperatur (Maupas 1890, 1891) oder noch besser bei guten Ernährungsverhältnissen (Nussbaum 1897) weibliche Sommereier, bei höherer Temperatur bzw. schlechterer Ernährung männchenerzeugende Eier und Dauereier entstehen, sind in letzterer Zeit durch Punnett (1906) angezweifelt worden. Punnett zog im Gegensatz zu seinen Vorgängern die Kulturen immer nur von einem einzigen isolierten Weibchen und kam zu den Ergebnissen, daß es unter diesen Rotatorien drei verschiedene Typen von parthenogenetischen Weibchen gibt:

A. Weibchen, die einen großen Prozentsatz von arrhenotoken Weibchen bilden.
B. Weibchen, die einen kleinen Prozentsatz von arrhenotoken Weibchen bilden.
C. Rein thelytoke Weibchen, die nie arrhenotoke Weibchen bilden.

Die Weibchen der rein thelytoken Linien konnte Punnett weder durch ungünstige Temperatur- noch Nahrungsbedingungen veranlassen, etwas andres als weibliche Eier zu bilden.

Demgegenüber sprechen die vor kurzem im Münchener Zoologischen Institut unternommenen Versuche von Issakowitsch (1906) mit Daphniden und von Freiherrn von Malsen (1906) mit *Dinophilus apatris* für eine progame Beeinflussung des Geschlechtes der Nachkommenschaft durch äußere Einflüsse, denen die Eltertiere ausgesetzt wurden. Merkwürdigerweise brachten diese Experimente insofern einander widersprechende Resultate, als sich zeigte, daß bei *Simocephalus vetulus* die Wärme die Geburt von Weibchen, die Kälte die Bildung von Männchen und Wintereiern befördert. Umgekehrt begünstigt die Wärme bei *Dinophilus apatris* die Bildung der männlichen Eier, was auch Maupas für *Hydatina senta* angegeben hatte. Allerdings glauben Issakowitsch und von Malsen, daß doch in letzter Instanz ein gleiches Moment, nämlich bessere Ernährung der Oogonien, zur Bildung von Weibchen führt.

Was speziell die Aphiden betrifft, so vertritt in der allerneuesten Zeit der bekannte Aphiden-Biolog Mordwilko (1907) die Ansicht,

daß wir hier, wie überhaupt bei allen Tieren, eine Geschlechtsbestimmung haben, die ausschließlich durch die relativ ungenügende oder relativ reichliche Ernährung der in geschlechtlicher Hinsicht zuerst noch indifferenten Genitalanlage während der Entwicklung des Individuums zustande kommt. Wie sich ein und dieselbe Larve, je nachdem die Ernährungsbedingungen während der postembryonalen Entwicklung unbefriedigend oder vollkommen günstig sind, in ein geflügeltes oder ungeflügeltes Individuum verwandelt, so soll auch die Ernährung des Embryo im Mutterleibe entscheiden, ob sich seine Keimzellen zu männlichen oder zu weiblichen entwickeln, ob sich Hoden, Sommerovarien oder Winterovarien ausbilden. Bei günstigen Ernährungsbedingungen, wobei sich die Geschlechtsprodukte rasch entwickeln und früher zur Reife gelangen, während die andern Organsysteme einen umso geringeren Entwicklungsgrad aufweisen, entsteht ein Weibchen. Bei einer ungenügenden Menge von Nahrung oder — was dasselbe ist — von innerem ernährenden Medium während der Entwicklung dauert die Ausbildung und Differenzierung der Genitalanlagen sowohl wie auch der andern Organsysteme verhältnismäßig lange, und sie erreichen hierbei eine relativ hohe Entwicklungsstufe; die Zahl der Generationen von Geschlechtszellen ist sehr groß, und die endgültigen Geschlechtsprodukte erfahren dabei eine verhältnismäßig hohe Differenzierung — es entsteht ein männliches Individuum. — Ein Vergleich der Organisation der Weibchen und Männchen bei den verschiedenen Tieren soll nach Mordwilko zeigen, daß die Weibchen, welche überhaupt früher die Geschlechtsreife erlangen, gewissermaßen auf einem bestimmten Entwicklungsstadium stehengebliebene Männchen darstellen. Für Fälle, wo, wie bei den Phylloxerinen und *Dinophilus apatris* größere weibliche und kleinere männliche Eier vorhanden sind, nimmt Mordwilko an, daß diese Erscheinung keinesfalls die Bedeutung habe, daß das Geschlecht bereits im Keimplasma selbst vorbestimmt war, sondern es handele sich hier vielmehr darum, daß die Differenzierung der Geschlechter vom Embryo auf die Oocyten zurückverlegt sei, daß aber auch hier ausschließlich die Quantität des im Ei angehäuften Nährmaterials die Entscheidung gibt. Auch die Tatsache, daß bei der Biene aus den unbefruchteten Eiern Männchen, aus den befruchteten Weibchen entstehen, glaubt Mordwilko so erklären zu dürfen, daß hier die bestimmende Rolle nicht der Befruchtung zukommt, sondern vielmehr gewissen andern Prozessen, welche die Befruchtung begleiten. Vielleicht spiele hier eine gewisse Rolle auch der Umstand, daß in den

befruchteten Eiern gewöhnlich mehrere Spermien beobachtet werden, diese überschüssigen Spermien trügen nun zur Vermehrung des Nährmaterialvorrats im Ei bei.

Meine Beobachtungen an *Schizoneura lanigera* führen mich zu dem Schluß, daß der Faktor, welcher bei den Embryonen, die zu Geschlechtstieren werden, den Impuls zur Ausbildung der Winterovarien und zur Degeneration der schon ziemlich entwickelten parthenogenetischen Eiröhren gibt, wahrscheinlich im kausalen Zusammenhang mit der Entwicklung der Flügel, Brustmuskulatur, Sinnesorgane usw. des Muttertieres steht, in dem sie sich entwickeln. Derselbe Faktor dürfte wohl die Veranlassung sein, daß einige Eier sich zu Männchen entwickeln; wie es im speziellen Teil ausgeführt wurde, werden nämlich fast immer außer geschlechtlichen Weibchen noch 1—4 Männchen von derselben Mutter geboren.

Hierbei tritt natürlich die Frage auf, wodurch es veranlaßt wird, daß im gleichen sexuparen Weibchen einige Eier zu geschlechtlichen Weibchen, andre zu Männchen werden. Diese Frage soll unten bei Besprechung der Chromatinverhältnisse erörtert werden.

Die Embryonen entwickeln sich im Leibe des sexuparen Weibchens gewiß unter andern Ernährungsbedingungen als im Leibe der gewöhnlichen parthenogenetischen Weibchen, weil ja ein Teil der Nahrung zur Ausbildung der Organe, welche bei gewöhnlichen parthenogenetischen Weibchen fehlen, verbraucht wird. Wenn aber Mordwilko, veranlaßt durch seine Beobachtungen an *Pemphigus spirothecae*, die Bildung der Männchen bei Pemphiginen dem Umstande zuschreiben will, daß die meisten sexuparen Pemphiginen während der Ablage keine Nahrung zu sich nehmen und deswegen die in den Eiröhren weiter vorne liegenden und später zur Entwicklung gelangenden Eier eine kleinere Menge von Nährsubstanz erhalten, so halte ich dies nicht für zutreffend; denn bei den analogen Vorgängen bei *Schizoneura lanigera* fand ich, daß schon in sehr jungen sexuparen Nymphen männliche Embryonen mit differenzierten Hoden anzutreffen sind, ja bei älteren Nymphen sind schon die Spermien fast ganz ausgebildet. Wenn also die sexupare Mutter während der Brutablage mit dem Saugen aufhört, so kann dies auf das Geschlecht ihrer Nachkommen schon lange keinen Einfluß mehr haben. Morgan (1906) gibt auch für die Phylloxerinen an, daß bei Männchen die Geschlechtsprodukte schon auf sehr frühen Stadien der embryonalen Entwicklung zur Ausbildung kommen.

Auch was die Lage der männlichen Embryonen in den Eiröhren

anlangt, möchte ich bemerken, daß sie bei *Schizoneura lanigera* nicht etwa im Gegensatz zu den weiblichen Embryonen im oberen Teile der Eiröhre liegen, wie das Mordwilko für Pemphiginen angibt, sondern ebenso wie die weiblichen Embryonen in der unteren Partie, indem ja in jeder Eiröhre sich nur ein Embryo, nämlich entweder ein weiblicher oder ein männlicher entwickelt.

Was veranlaßt aber bei *Schizoneura lanigera* das Auftreten der geflügelten sexuparen Generation, die ja immer unmittelbar zur Entstehung der geschlechtlichen führt? Für Aphididen wird gewöhnlich angenommen, daß die ungünstigen Veränderungen in den Lebensbedingungen (worunter man die Temperatur- und Ernährungsverhältnisse versteht) die direkte Ursache der Entstehung der geschlechtlichen Individuen oder der dieselben hervorbringenden sexuparen Weibchen seien und also den Übergang von der parthenogenetischen zur geschlechtlichen Fortpflanzung bewirken. Für diese Annahme sprechen nicht nur die im Freien gemachten Beobachtungen, daß die genannten Generationen gewöhnlich im Herbst, zur Zeit, wo die Vegetationsperiode der Pflanzen sich dem Ende nähert, auftreten, sondern auch die für einige Formen gemachten Experimente. Das bekannteste ist wohl das schon von Kyber (1815) ausgeführte. Er hielt eine Kolonie von Rosenblattläusen im Zimmer bei reichlicher Nahrung 4 Jahre hindurch, und obgleich die Tiere sich im Sommer und Winter ununterbrochen fortpflanzten, traten während der ganzen Zeit keine geschlechtlichen Individuen auf.

Ähnlich verhält es sich nach Versuchen Boiteaus (1885) bei *Phylloxera*. Andererseits zeigten die Experimente von C. F. Morgan (1885) und später von Keller (1887), daß durch die Entziehung der Nahrung das Erscheinen von geflügelten sexuparen Weibchen früher hervorgerufen werden kann. — Will man aber die Annahme, daß die Temperatur und die Ernährung allein die Entstehung der geschlechtlichen Generation herbeiführen, verallgemeinern und etwas näher präzisieren, so stößt man auf Schwierigkeiten. In Kolonien von *Schizoneura lanigera* beobachtete ich jeden Herbst das Auftreten der geflügelten sexuparen Weibchen nur eine kurze Zeit (gewöhnlich meistens Ende September bis Mitte Oktober), während die ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen sich immer weiter fortpflanzten, bis in den Winter.

Bei *Aphis saliceti* fand ich die geschlechtlichen Individuen schon im Mai, und über die Sommermonate wurden sie neben den parthenogenetischen Weibchen fortwährend neu erzeugt, wobei diese par-

thenogenetischen Weibchen in ihrem Innern die verschiedenen Embryonen nebeneinander entwickeln, wie das auch Miß STEVENS (1906a) an ihrem im Juni gesammelten Material von »Harpswel willow aphid« beobachtet hat[1]). DE GEER[2]), KYBER und KALTENBACH berichten auch über das Auftreten der geschlechtlichen Generation von *Aphis salicis* (das ist wohl eine Verwechslung der Arten) schon im Juni. KYBER schreibt diese Erscheinung dem zunehmenden Mangel an Nahrung zu, der durch rasches Hartwerden und Saftlosigkeit der befallenen Pflanzen verursacht wird. Da ich die geschlechtlichen Individuen von *Aphis saliceti* neben den parthenogenetischen Weibchen auf ganz jungen frischen Sprossen und Blättern fand, so glaube ich nicht, daß die Ansicht von KYBER, der sich auch MORDWILKO vollständig anschließt, begründet ist, umsomehr, da zu gleicher Zeit auf derselben Weide die andern Arten von Aphiden nur durch vivipare Formen vertreten waren. — Es bleibt also eine offene Frage, was für ein äußerer oder innerer Faktor veranlaßt, daß das Ei sich zum viviparen oder oviparen Weibchen oder Männchen entwickelt.

Bis vor kurzem ging wohl die allgemeine Anschauung dahin, daß bei progamer Geschlechtsbestimmung diese immer dem weiblichen Organismus zugeteilt ist (B. S. SCHULTZE, BEARD, v. LENHOSSEK, O. SCHULTZE u. a.). Diese Anschauung trifft ohne Zweifel für Tiere mit parthenogenetischer Fortpflanzung, solange die Parthenogenese dauert, das Richtige, für Fälle also, in welchen aus dem Ei ohne Teilnahme eines Spermatozoons Männchen oder Weibchen hervorgehen können (Rotatorien, Daphniden, Aphiden usw.). Auch bei der Biene muß das Geschlecht der Eier, aus denen die Drohnen entstehen, prädestiniert sein, da, wie bekannt, sie sich ohne Befruchtung entwickeln. Bei Rotatorien, *Dinophilus, Phylloxera* und einigen Schmetterlingen (*Bombyx mori, Ocneria dispar*) sowie auch bei *Raja batis*

---

1) Bei MORDWILKO (1907) fand ich auch eine Angabe, daß er die geschlechtliche Generation von *Aphis saliceti* einmal schon Ende Mai (20), das andre Mal Ende Juni beobachtet hat. Er hält aber solches frühe Erscheinen der geschlechtlichen Individuen hier nicht für normal und meint, daß es nur ausnahmsweise vorkommen kann. Dem kann ich aber nicht ganz beistimmen, und nach meinen zweijährigen Beobachtungen bin ich eher geneigt, dies gerade als ein charakteristisches Merkmal der genannten Art aufzufassen. — Weiter gibt MORDWILKO an, daß die oviparen Weibchen von *Aphis saliceti* ihre Eier vorzugsweise an die Seiten der Weidenknospen legen. Ich habe dagegen beobachtet, daß sie immer für diese Ablage die Zweige verlassen und auf den Stamm herunterwandern, wo man auch zahlreiche an der Rinde befestigte Eier findet.

2) Ich entnehme die Angaben aus der Monographie von KALTENBACH (1843).

nach BEARD zeigen die Eier, aus denen Männchen entstehen, und Eier, aus denen sich später Weibchen entwickeln, mehr oder weniger ausgeprägte Größenunterschiede. Hier findet also die sexuelle Präformation im Ei auch einen deutlichen morphologischen Ausdruck und zeigt gerade bei Eiern von *Dinophilus* und *Raja*, d. h. bei Eiern, die befruchtungsbedürftig sind, daß das Hinzutreten eines Spermiums für die Geschlechtbestimmung ohne jegliche Bedeutung bleiben muß. Diese mit wenigen Ausnahmen (*Dinophilus*, einige Schmetterlinge und *Raja*) an parthenogenetischen Tieren gemachten Beobachtungen veranlaßten viele Forscher, eine ähnliche progame Bestimmung im Ei auch für alle andern Tiere anzunehmen und dem Befruchtungsvorgang jede Rolle bei der Geschlechtsbestimmung abzusprechen. Früher galt die seit langem bekannte Tatsache, daß bei Bienen die unbefruchteten Eier Drohnen, die befruchteten Eier Weibchen erzeugen, als ein Beweis dafür, daß das Hinzutreten des Spermiums geschlechtsbestimmend wirkt. Dieser Beweisführung wird nun der Boden entzogen durch die Annahme, daß bei der Biene von Haus aus männchenerzeugende und weibchenerzeugende Eier vorhanden sind, von denen nur die letzteren befruchtet werden können. Daß bei Parthenogenese, wie schon erwähnt, nur das Ei bei der Bildung der Geschlechter entscheidet, leuchtet von selbst ein, da hier das Spermium nicht in Betracht kommt. Für Fälle jedoch, wo eine Befruchtung stattfindet, beweist das Verhalten der parthenogenetischen Eier gegen einen geschlechtsbestimmenden Einfluß des Spermatozoons natürlich garnichts, wie dies ja schon von BAYER (1904) und CORRENS (1907) hervorgehoben wurde. Im Gegenteil bringen die neuesten cytologischen Untersuchungen wie auch gewisse Experimente von CORRENS (1907), R. HERTWIG (1907) immer mehr und mehr Belege dafür, daß auch das Spermium bei der Geschlechtsbestimmung einen Einfluß haben kann. Und ganz im gleichen Sinn sprechen die in den letzten Jahren so erfolgreichen Untersuchungen der Chromatinverhältnisse der Insekten, welche einen so merkwürdigen Dimorphismus der Spermatozoen und einen entsprechenden Unterschied im Chromatinbestand der männlichen und weiblichen Individuen ergeben haben.

Die ersten Angaben über zweierlei in ihrem Chromatin verschiedene Spermien finden wir, wie bekannt, schon bei HENKING (1891). Er hat bei der Spermatogenese einer Wanze, *Pyrrhocoris apterus*, die Beobachtung gemacht, daß bei der zweiten Reifungsteilung eins der Chromosomen, von ihm als Nucleolus bezeichnet, ungeteilt in die

eine Tochterzelle übergeht, woraus sich ergibt, daß zweierlei Spermien zur Ausbildung gelangen müssen, solche mit und solche ohne dieses »Heterochromosoma«. Diese Beobachtungen wurden einige Jahre später durch PAULMIER (1899) für eine andre Hemiptera, *Anasa*, und von DE SINÉTY (1901) und MC CLUNG (1902a, 1902b) für Orthopteren bestätigt. MC CLUNG ist auch der erste gewesen, der diesem Heterochromosoma eine Rolle bei der Geschlechtsbestimmung zuschrieb. Er gelangte zu der Überzeugung, daß der Geschlechtsdimorphismus mit dem Dimorphismus der Spermatozoen, welcher durch die Verteilung des Heterochromosoma nur auf eine Hälfte der gebildeten Gameten zustande kommt, in kausalem Zusammenhang stehen muß. Da er nun noch die weitere Annahme machte, daß dieses Heterochromosoma nur in den Zellen des Männchens vorkommt und nicht in denen des Weibchens, folgerte er, daß im Falle der Befruchtung des Eies durch ein Spermium mit Heterochromosoma ein Männchen sich bilden muß, im andern Falle aber ein Weibchen. Diese Hypothese von MC CLUNG bekam, wie es schien, eine volle Bestätigung durch die ausführlichen Untersuchungen von SUTTON (1902) an *Brachystola magna*. SUTTON fand nämlich bei dieser Form in den Spermatogonien 22 gewöhnliche Chromosomen und ein Heterochromosoma, in den Oogonien und Follikelzellen des Ovariums nur 22 gewöhnliche und kein Heterochromosoma. Demgemäß schloß er sich gleichfalls der Ansicht an, daß das Heterochromosoma ein männlicher Geschlechtsbestimmer ist. Im Widerspruch dazu brachten jedoch die Untersuchungen WILSONS (1905a, 1905b, 1906a) an *Hemiptera heteroptera* das Ergebnis, daß nicht die Zellen des Männchens, sondern die des Weibchens ein Chromosoma mehr besitzen, wonach die Hypothese von MC CLUNG dahin zu modifizieren war, daß die Befruchtung des Eies durch ein Spermium mit Heterochromosoma nicht zur Bildung eines Männchens, sondern eines Weibchens führt. Diese Untersuchungen sowie die theoretische Deutung der gewonnenen Resultate sind so interessant und so wichtig für unsre Frage, daß ich etwas ausführlicher auf sie eingehen muß.

Bei *Protenor* (*Anasa, Alydus, Harmostes* gehören zu demselben Typus) fand WILSON, daß das Weibchen in seinen Zellen eine gerade Chromosomenzahl aufweist, 14, das Männchen dagegen hat ein Chromosoma weniger, also 13. Bei dem Weibchen lassen sich die Chromosomen ihrer Größe nach zu Paaren anordnen; ein Chromosomenpaar zeichnet sich vor den übrigen durch seine besondere Größe aus. Bei dem Männchen stimmen die zwölf kleineren Chromosomen in ihrer

Größe und Form mit denen der Weibchen überein und sind gleichfalls paarweise vertreten, von den zwei großen Chromosomen findet sich jedoch hier nur eins (also ohne den andern Paarling). Dieses unpaare große Chromosoma ist das Heterochromosoma. Wilson nennt es »heterotropic chromosoma«. Bei der Eireifung verteilen sich die Chromosomen so, daß jedes Ei von jedem in den Oogonien paarweise vertretenen Chromosomen eines erhält, im ganzen sechs kleine und ein großes, also die einfache Serie. Bei der Reifung der männlichen Gameten erhält nur die Hälfte der Spermien den gleichen Chromatinbestand, wie ihn alle reifen Eier haben, nämlich sechs kleinere + ein großes Heterochromosoma, während die andre Hälfte der Spermien nur die sechs kleineren erhält, da das Heterochromosoma als univalentes Element bei der Reduktionsteilung nur in eine Tochterzelle übergeht. Bei der Befruchtung der Eier, die, wie gesagt, stets die gleiche Chromosomenzahl sieben (sechs kleinere und ein großes) aufweisen, wird durch ein Spermium, das das Heterochromosoma führt, also die gleiche Chromosomengruppe wie die Eier aufweist, die den Weibchen entsprechende Chromosomenzahl (14) erzielt, bei Befruchtung durch ein Spermium ohne das Heterochromosoma kommt die männliche Chromosomenkombination zustande. Das Spermium mit dem Heterochromosoma bestimmt also hier das weibliche Geschlecht. Bei andern untersuchten Hemipteren: *Lygaeus*, *Euschistus*, *Coenus*, *Podisus* enthalten die Zellen der männlichen und weiblichen Individuen die gleiche Chromosomenzahl, nur ist beim Männchen ein Chromosoma viel kleiner als beim Weibchen. Beim Weibchen sind alle Chromosomen paarweise vertreten, beim Männchen dagegen macht ein Paar eine Ausnahme, indem es aus zwei ungleichen, einem größeren und einem kleineren Chromosoma, den sogen. Idiochromosomen besteht. Alle Spermien haben zwar dieselbe Zahl von Chromosomen wie die reifen Eier, aber bei der einen Hälfte der Spermien ist das Idiochromosoma klein, bei der andern Hälfte groß. Die Weibchen müssen hier also aus den Eiern entstehen, die von Spermien mit dem größeren Idiochromosoma befruchtet wurden, die Männchen aus den Eiern, die von Spermien mit dem kleineren Idiochromosoma befruchtet wurden.

Zu gleicher Zeit, als Wilson bei diesen Hemipteren die Idiochromosomen entdeckte, fand Miß Stevens (1905 b) in der Spermatogenese eines Käfers, *Tenebrio molitor*, ein solches Paar ungleicher Chromosomen. Sie hat auch das Verdienst, zuerst festgestellt zu haben, daß in den somatischen Zellen nur bei Männchen dieses kleinere Idiochromosoma sich findet und in den weiblichen somatischen Zellen

es durch ein großes Chromosoma vertreten wird, daß also hier dem inäqualen Paar des Männchens ein äquales Paar entspricht. Miß STEVENS hat auf Grund dieser Feststellungen zuerst klar die Folgerung ausgesprochen, daß bei *Tenebrio* ein Spermatozoon mit großem Idiochromosoma zur Entstehung eines Weibchens, ein solches mit kleinem zur Entstehung eines Männchens führen muß. Sie spricht die Vermutung aus, daß das Geschlecht durch eine Differenz in der Menge oder Qualität des Chromatins in den verschiedenen Spermien bestimmt werde. Bei *Nezara* endlich haben nach den Feststellungen WILSONS die männlichen und weiblichen Kerne denselben Chromatinbestand, die Idiochromosomen sind in beiden Geschlechtern gleich groß, aber aus ihrem Verhalten in der Wachstumsperiode und bei der Reifung darf geschlossen werden, daß die beiden des Männchens gewisse innere Verschiedenheiten besitzen, die denen des Weibchens fehlen. Auch hier also dürfen zwei verschiedene Klassen von Spermien angenommen werden, obgleich der Unterschied für das Auge nicht wahrnehmbar ist.

Die drei besprochenen Typen lassen sich nach WILSON in der Weise in Einklang bringen, daß das bei *Nezara* noch seinem Paarling äußerlich gleiche Chromosoma beim Typus *Lygaeus* rudimentär geworden und beim Typus *Protenor* völlig rückgebildet worden ist.

Solcher durch WILSON und Miß STEVENS festgestellter sexualer Unterschied in bezug auf die Chromosomen und damit im Zusammenhang stehender Dimorphismus der Spermien findet die Bestätigung in den neuesten Untersuchungen von MONTGOMERY an *Hemiptera heteroptera* (1906), STEVENS an *Coleoptera* (1906b) und *Diptera* (1908), BORING an *Hemiptera homoptera* (1908) u. a. — Ich möchte hier nur noch die interessante vorläufige Mitteilung von PAYNE (1908) erwähnen, welche uns über einen neuen Typus der verschiedenen Chromosomenkombinationen der beiden Geschlechter berichtet. Bei *Galgulus oculatus* teilen sich in der ersten Reifeteilung des Männchens die in der Zahl 20 auftretenden Chromosomen äqual. Die direkt darauffolgende zweite Teilung zeigt eine merkwürdige Gruppierung von Chromosomen. 15 von ihnen bilden einen Ring, inmitten dessen ein aus den übrigen fünf Chromosomen zusammengesetztes Element — eine »Pentade« — liegt. Diese Pentade hat in allen Spermatocyten zweiter Ordnung dieselbe Zusammensetzung und dieselbe Lage. Vier Chromosomen von den fünf sind sehr dicht aneinandergeschmiegt und liegen in einer Ebene, das fünfte hängt unterhalb dieser Vierergruppe. Die 15 Chromosomen, die den Ring bilden, teilen sich in der gewöhn-

lichen Weise, während von der centralen Pentade die vier enger verbundenen Chromosomen zu dem einen Pol gehen, das fünfte zum andern. So werden zwei Arten von Spermien gebildet, solche, die 16, und solche, die 19 Chromosomen enthalten. Dem entsprechend fand Payne auch in Spermatogonien des Männchens 35 und in Oogonien und Follikelzellen des Weibchens 38 Chromosomen. Es ist eine große Ähnlichkeit im Verhalten dieser Pentadengruppe als Ganzes mit dem Verhalten eines Paars von Idiochromosomen bei andern Insekten, z. B. *Euschistus*. Die vier Chromosomen der Pentadengruppe von *Galgulus*, welche zum einen Pol wandern, stehen in derselben Beziehung zur Geschlechtsbestimmung wie ein einziges großes Idiochromosoma, während jenes Chromosoma, das zu dem andern Pol wandert, mit einem kleinen Idiochromosoma verglichen werden kann.

Um die kausalen Beziehungen zwischen der Geschlechtsbildung und den Chromosomenverhältnissen zu erklären, stellt Wilson drei Hypothesen auf. In der ersten versucht er, die Geschlechtsbestimmung als ein Resultat einer Mendelschen Segregation, Transmission und Dominanz der Geschlechtscharaktere zu erklären, wie dies Strasburger (1900), Bateson-Saunders (1902) und Castle (1903) in verschiedener Weise schon versucht hatten. Er nimmt an, daß die Idiochromosomen und das »heterotropic-chromosoma« nicht nur »sex-chromosomes« sind, also Chromosomen, die Geschlechtscharaktere übertragen, sondern auch »sex-determinants«, die das Geschlecht bestimmen, wofür die sichtbare Kopulierung und die Trennung bei der Reduktionsteilung eine konkrete cytologische Grundlage bieten. Wilson geht aus von den Fällen mit Heterochromosoma als den durchsichtigeren. Da das Männchen nur dieses Chromosoma besitzt, muß es, wenn überhaupt geschlechtsbestimmend, männchenbestimmend sein. Da es andrerseits keinem Zweifel unterliegt, daß Spermien mit Heterochromosoma zur Entstehung von Weibchen führen, also alle nichtreduzierten Zellen des Weibchens einen Männchenbestimmer enthalten, so bleibt natürlich für das andre im Weibchen vorhandene Geschlechtschromosoma nur die Annahme übrig, daß es ein Weibchenbestimmer ist und daß es über den neben ihm vorhandenen Männchenbestimmer dominiert. Um nun hieraus die Geschlechtverhältnisse der nächsten Generation abzuleiten, muß man folgendes annehmen. Unter den Eiern (nach der Reduktion) gibt es solche mit einem Männchenbestimmer und solche mit einem Weibchenbestimmer. Von diesen Eiern können nur diejenigen zu Männchen werden, welche den Männ-

chenbestimmer enthalten. Da aber dieses Chromosoma im Männchen nur in Einzahl vorkommt, so muß die Annahme gemacht werden, daß ein Ei mit Männchenbestimmer nur durch ein Spermium ohne Heterochromosoma befruchtet werden kann. D. h. man kommt zu der Notwendigkeit, eine selective Befruchtung anzunehmen. In ein Ei mit Männchenbestimmer kann nur ein Spermium ohne Heterochromosoma eindringen, und ebenso umgekehrt, in ein Ei mit Weibchenbestimmer eines mit Heterochromosoma. Hier wird dann wieder der Männchenbestimmer recessiv, es kommt zur Bildung eines weiblichen Individuums. Aus dem Gesagten ergibt sich, daß das männliche Chromosoma von Generation zu Generation von einem männlichen Individuum auf ein weibliches und wieder vom weiblichen auf ein männliches Individuum übergeht.

Die gleiche Betrachtungsweise läßt sich auf die Fälle mit Idiochromosomen anwenden, nur mit dem Unterschied, daß das im männlichen Geschlecht vorhandene kleine Idiochromosoma als ein rudimentäres weibliches Chromosoma aufzufassen wäre. Die Geschlechtsverhältnisse regeln sich so, daß auch hier eine selective Befruchtung stattfindet, in ein Ei mit weiblichem Chromosoma kann nur ein solches mit großem männlichen Chromosoma eindringen, in ein Ei mit männlichem Chromosoma nur eins mit kleinem weiblichen Chromosoma. Kommt das männliche Chromosoma mit einem großen weiblichen zusammen, so ist es recessiv: es entsteht ein Weibchen. Kommt es mit einem kleinen zusammen, so wird es dominierend, es bildet sich ein Männchen.

Dieselbe Interpretation kann man auch auf *Nezara* ausdehnen, wo die Dominanzverhältnisse die gleichen wären, ohne daß die Idiochromosomen in ihrer Größe sich unterscheiden.

In der zweiten Hypothese schlägt Wilson eine Modifikation für die Mendelsche Erklärung der Geschlechtsbildung in dem Sinne vor, daß über die Dominierung der Geschlechtschromosomen durch außerhalb des Kerns gelegene Faktoren, nämlich durch die Bedingungen, die im Plasma gelegen sind, entschieden wird. In diesem Falle wären die Heterochromosomen nicht als Geschlechtsbestimmer im strengen Sinne des Wortes aufzufassen. Die Bestimmung des Geschlechtes würde von den präexistierenden Faktoren in einer oder beiden Gameten, ohne Rücksicht auf die Geschlechtschromosomen abhängen, und die letzteren könnten nur als Mittel, durch welche die Geschlechtscharaktere übertragen und vererbt werden, aufgefaßt werden. Bedingungen, welche den Chromosomen fremd sind, würden

entscheiden, welches Geschlecht im einzelnen Fall dominieren soll, indem der Zustand des Plasmas entweder die eine oder andre Chromosomenart begünstigt. Wilson sucht durch den Hinweis auf solche Interpretationsmöglichkeit zu zeigen, daß sich auch Fälle, wie der von *Dinophilus*, wo über das Geschlecht schon im unbefruchteten Ei entschieden ist, weiterhin diejenigen Fälle, wo ein parthenogenetisches Weibchen Männchen und Weibchen erzeugt, mit der Rolle, welche den Chromosomen in bezug auf Geschlechtscharaktere von ihm zugeschrieben wird, in Einklang bringen lassen. Und er weist ferner darauf hin, daß die bei *Hemiptera heteroptera* aufgedeckten Chromosomenverschiedenheiten keineswegs die Möglichkeit ausschließen, daß durch Veränderung der äußeren Bedingungen ein Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung ausgeübt werde.

Diese zwei ersten Hypothesen fordern, wie Wilson betont, die Annahme einer selectiven Befruchtung, und da Wilson einige Bedenken gegenüber einer solchen hegt, so stellt er noch einen dritten Erklärungsversuch seiner Resultate auf. Es ist möglich anzunehmen, daß die Heterochromosomen eine bestimmte und speziale Funktion bei der Geschlechtsbildung haben können, ohne daß man in ihnen die spezifischen männlichen und weiblichen Determinanten zu sehen braucht. Diese Vermutung wird durch die Tatsache gestützt, daß die Anwesenheit eines unpaaren Heterochromosoma oder eines großen und kleinen Idiochromosoma zur Bildung eines Männchens führt, während, wenn von diesen spezifischen Chromosomen zwei große zusammenkommen, ein Weibchen erzeugt wird. Das macht sehr wahrscheinlich, daß dieselbe Art der Aktivität, welche ein Männchen erzeugt, zur Bildung eines Weibchens führt, wenn sie durch ein Plus von Chromatin verstärkt und mehr intensiv gemacht wird. Damit würde übereinstimmen die Bildung der Männchen aus unbefruchteten und der Weibchen aus befruchteten Eiern bei der Biene. Man könnte wohl annehmen, daß in diesen Fällen der entscheidende Faktor ein bloß quantitativer Unterschied im Chromatin sei; allein ein solcher Unterschied kann nicht als eine allgemeine Erklärung gelten, da bei *Nezara* und wahrscheinlich in vielen andern Organismen die Zahl der Chromosomen und die Quantität des Chromatins in beiden Geschlechtern die gleiche ist. Wilson nimmt deswegen an, daß ein physiologischer oder funktioneller Faktor vorhanden sein muß, welcher die Spermien in männchenerzeugende und weibchenerzeugende, ohne Rücksicht auf die Größe der Heterochromosomen differenziert, und weiter, daß der morphologische Unterschied, welcher in einigen Formen

entstanden ist, als Folge einer solchen früheren funktionellen Differenzierung aufgefaßt werden kann. Für diese Ansicht glaubt Wilson auch einen cytologischen Beweis zu bringen durch den Vergleich des Verhaltens dieser Chromosomen in der Wachstumsperiode der entsprechenden Keimzellen (*Anasa*, *Lygaeus* u. a.). Beim Männchen sind sie hier im Vergleich zu den andern Chromosomen in einem verhältnismäßig passiven Zustand, was durch ihre kompakte Form und die Fähigkeit, sich stark zu färben, zum Ausdruck kommt (Chromosomnucleoli). In der Oogenese verhalten sich während der Wachstumsperiode alle Chromosomen gleich und keine Chromosomennucleoli werden gebildet. Durch die größere Aktivität der Chromosomen in Oocyten erkläre sich vielleicht auch die größere konstruktive Tätigkeit in diesen Zellen, eine Tätigkeit, welche sich in einem im Vergleich zu dem Wachstum der Spermatocyten viel stärkeren Wachstum der Oocyten zeigt. Es ist weiter nach Wilson die Annahme möglich, daß im allgemeinen die weiblichen Zellen eine größere formative Tätigkeit besitzen; diese Tätigkeit erreicht ihren Höhepunkt in der Wachstumsperiode. Es ist möglich, daß einige spezifische Differenzierungen, welche erst in der späteren Geschichte der Keimzellen zum Ausdruck kommen können, direkt auf den primären Unterschied im Wachstumsprozeß zurückzuführen sind.

Wenn auch die Beobachtungen von Wilson über die Chromosomennucleoli in der Wachstumsperiode der Spermatocyten sich mit den Untersuchungen andrer Forscher bei verschiedenen Insekten decken, so sei doch hier erwähnt, daß Gutherz (1907) bei Anwendung spezifischer Färbungsmethoden bei *Pyrrhocoris apterus* sowohl in Spermatocyten wie in Oocyten einen Chromatinnucleolus fand. In den Oocyten findet sich außerdem gewöhnlich auch ein echter Nucleolus. Welche Deutung dem Chromatinnucleolus beim Weibchen zu geben ist, vermag Gutherz nicht zu sagen.

Ich habe zwar bis jetzt noch nicht die spezifischen Färbungen (die Safranin-Lichtgrünfärbung, wie es scheint, ist in dieser Hinsicht nicht ganz zuverlässig) gebraucht, um die Natur des runden Körperchens, das ich einfach Nucleolus nannte, in der Wachstumsperiode der Spermatocyten von *Aphis saliceti* näher zu ergründen, ich glaube aber nicht, daß es ein »chromosome-nucleolus« (also ein Heterochromosoma im passiven Zustand) ist. Ich fand es auch, wie Fig. 59 zeigt, in Stadien, wo sich die drei Chromosomen schon ausdifferenziert haben, und deshalb bin ich geneigt anzunehmen, daß sich unser Heterochromosoma bei *Aphis saliceti* ähnlich den andern

Chromosomen verhält, abgesehen natürlich davon, daß es univalent bleibt.

Weiter, in seiner dritten Hypothese meint WILSON, daß, wenn wir annehmen, daß im Männchen das Idiochromosomenpaar ein mehr aktives und ein weniger aktives Glied enthält (das letzte erscheint in vielen Fällen in der Größe verkleinert, oder es ist sogar gänzlich verschwunden), dann kann diese Hypothese in ihrer Anwendung sehr ausgedehnt werden und die folgende allgemeine Formulierung bekommen: das Zusammentreffen von zwei mehr aktiven Chromosomen solcher Art bildet ein Weibchen, während das Zusammentreffen von einem mehr aktiven und einem weniger aktiven (oder die Abwesenheit des letzten z. B. bei *Protenor*) ein Männchen erzeugt. Die Reduktion dieses weniger aktiven Gliedes würde sowohl einen quantitativen als auch einen qualitativen Unterschied des Chromatins einführen. Bei einer solchen Annahme wird die Notwendigkeit der selectiven Befruchtung vermieden, so daß die einzelnen Eier mit einem beliebigen Spermium befruchtet werden können.

Ich bin auf diese theoretischen Erörterungen deshalb näher eingegangen, um nun zu untersuchen, wie sie sich auf die bei Aphididen gemachten Befunde anwenden lassen. Da nach allgemeiner Anschauung die Parthenogenese bei höheren Tieren als eine Fortpflanzungsart anzusehen ist, die sich sekundär aus geschlechtlicher Fortpflanzung entwickelt hat, ist anzunehmen, daß die Aphididae von Vorfahren abstammen, bei denen nur geschlechtliche Generationen aufeinanderfolgten. Und da bei den verwandten Formen jener Dimorphismus der Spermien besteht, so ist die Annahme kaum zu umgehen, daß auch die Aphididae von Vorfahren stammen, die zweierlei Spermien besessen haben, solche, die zur Bildung von Männchen, und solche die zur Entstehung von Weibchen führen. Nun gehen aber bei den Aphididae aus allen befruchteten Eiern Weibchen hervor. Dies erscheint als ein Widerspruch gegen jene für andre Insekten aufgestellte Lehre.

Wir haben jedoch erfahren, daß auch bei den Aphididae prinzipiell die gleichen Verhältnisse bestehen wie bei ihren Verwandten. — *Aphis saliceti* folgt dem durch *Protenor* repräsentierten Typus; das männliche Geschlecht besitzt ein Chromosoma weniger. Dementsprechend entstehen auch hier zwei Arten von männlichen Geschlechtszellen, aber nur diejenigen mit einem Heterochromosoma liefern Spermien. Da es nun bei den andern Insekten dieses Typus die Spermien mit dem Heterochromosoma sind, die zur Bildung von Weib-

chen führen, so stehen die bei den Blattläusen aufgedeckten Verhältnisse mit jenen andern im besten Einklang, ja, man darf sagen, sie dienen der Theorie, welche die Hetero- und Idiochromosomen mit der Geschlechtsbildung in Beziehung bringt, zur schönsten Bekräftigung.

Damit findet auch ein andrer Punkt seine Erledigung. Man hat aus der Tatsache, daß bei der Parthenogenese aus den unbefruchteten Eiern eines Weibchens sowohl Männchen wie Weibchen hervorgehen können, den Schluß gezogen, daß, weil hier das Geschlecht im Ei vorausbestimmt sein muß, dies auch für die Fälle mit Befruchtung gelten müsse; auch hier könne das Spermium keinen Einfluß ausüben. Wir sehen an den Verhältnissen der Aphididae, daß dieser Schluß unberechtigt ist. Das gewöhnliche parthenogenetische Ei dieser Tiere muß die Anlagen für beide Geschlechter enthalten, jedoch so, daß der weibliche Charakter dominiert. In den sexuparen Weibchen dagegen, welche gleichzeitig Männchen und Weibchen liefern, muß durch irgend eine Einrichtung bewirkt werden, daß in der einen Art von Eiern der männliche Charakter herrschend wird.

Denken wir uns nun die Determinierung des Geschlechts an die spezifischen Chromosomen gebunden, im Männchen an das Heterochromosoma, im Weibchen an dieses und das ihm homologe, so ergibt sich folgendes. Das unpaare Heterochromosoma im Männchen muß, wenn es wirklich ein Geschlechtschromosoma ist, natürlich das männliche Geschlecht vertreten. Es wird bei der Befruchtung durch das Spermium auf das Ei übertragen, und aus einem solchen Ei entsteht immer ein Weibchen, in dessen Kernen das Heterochromosoma zusammen mit seinem Paarling erscheint. Diesem letzteren müssen wir daher die Bestimmung des weiblichen Geschlechts zuschreiben, der Art, daß dieses Chromosoma, wo es mit dem männlichen Geschlechtschromosoma zusammenkommt, über dasselbe dominiert. Es würden sonach durch alle parthenogenetischen Generationen hindurch ein weibliches und ein männliches Geschlechtschromosoma nebeneinander hergehen. Daraus folgt erstens: hier muß sozusagen eine selective Befruchtung in dem Sinne stattfinden, daß nur diejenigen Eier befruchtet werden, welche nach der Spaltung der Geschlechtscharaktere bei der Reduktionsteilung das weibliche Geschlechtschromosoma behalten. Es gibt dabei zwei Möglichkeiten: entweder sind alle reifen befruchtungsbedürftigen Eier weiblich vorbestimmt, dadurch, daß das männliche Geschlechtschromosoma immer während der Reduktionsteilung in den entsprechenden Richtungs-

körper übergeht; oder über das Schicksal der Geschlechtschromosomen entscheidet der Zufall, und dann gibt es weiblich und männlich vorbestimmte Eier, von denen aber nur die ersteren befruchtet werden können und imstande sind, die nötige Chromosomenkombination für eine geschlechtliche Heterozygote (wie es die Weibchen sind) zu schaffen. Vielleicht können auch die männlichen Eier befruchtet werden, aber sie würden sich eben nicht entwickeln. Es wäre wohl möglich, diese Frage durch Beobachtung zu entscheiden. Jedenfalls ist eines klar, daß, bei der Annahme, daß die Heterochromosomen Geschlechtschromosomen sind, das sich aus dem befruchteten Ei entwickelnde Weibchen immer das dominierende »Geschlechtschromosoma« dem Ei, also der Mutter, das recessive Geschlechtschromosoma dem Spermium, also dem Vater verdankt. Die Weibchen sind also bei *Aphis saliceti* wie bei *Protenor* immer Heterozygoten, die Männchen dagegen Homozygoten. Der weibliche Geschlechtscharakter dominiert immer über den männlichen, welcher nur dann zur Entfaltung kommen kann, wenn der weibliche Geschlechtscharakter eliminiert wird. Wie im speziellen Teil dargelegt, besitzen wir noch keine sicheren Anhaltspunkte, wann und wie dies geschieht. Es ist möglich, wie schon Morgan die Vermutung aussprach, daß bei der Richtungskörperbildung des Eies, aus dem das Männchen entsteht, das weibliche Geschlechtschromosoma ungeteilt in den Richtungskörper übergeht.

Hier sei an den Castleschen Versuch, die Geschlechtsbestimmung bei Tieren mit parthenogenetischen Generationen zu erklären, erinnert. Castle nimmt an, daß bei allen Tieren mit parthenogenetischen Generationen in den Weibchen, die sich aus befruchteten oder unbefruchteten Eiern entwickeln, die Charaktere beider Geschlechter vorhanden sind und stets der weibliche dominiert ♀ (♂). Die Männchen entwickeln sich nur aus den unbefruchteten Eiern, deren weiblicher Charakter entfernt worden ist. Bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers bei diesen Tieren erfolgt immer die Entfernung des weiblichen Charakters. Der Unterschied zwischen den auf parthenogenetischem Wege sich zu Weibchen und Männchen entwickelnden Eiern besteht also nach Castle darin, daß die ersten nur einen (hier findet keine Segregation der Geschlechtscharaktere statt), die letzten zwei Richtungskörper bilden. Die befruchtungsbedürftigen Eier, die ja auch zwei Richtungskörper bilden, haben nach obiger Annahme stets nur männlichen Charakter. Wenn ein solches Ei, das zwei Richtungskörper gebildet hat, befruchtet wird,

bildet es bekanntlich stets ein Weibchen ♀ (♂). Das Spermium muß also in solchen Fällen unabänderlich den weiblichen Charakter tragen, und dieser Charakter dominiert, wie gesagt, immer über den männlichen. Jetzt aber treffen wir auf große Schwierigkeiten. Das Ei, welches zwei Richtungskörper gebildet hat, ist, wie CASTLE angenommen hat, rein männlich, dennoch erzeugt das Individuum, welches sich parthenogenetisch aus einem solchen Ei entwickelt hat, Gameten mit weiblichem Charakter. Die Untersuchungen von PETRUNKEWITSCH über die Biene scheinen CASTLE diese Schwierigkeiten zu beseitigen. Nach PETRUNKEWITSCH nämlich entstehen die Hoden der Drohne nicht von einem Teil des reifen Eies, sondern aus dem zweiten Richtungskörper nach seiner Kopulation mit einem Teilungsprodukt des ersten Richtungskörpers. Da der zweite Richtungskörper nach der CASTLEschen Hypothese nur den weiblichen Charakter trägt, so hält er es für wahrscheinlich, daß auch das betreffende Teilungsprodukt nur den weiblichen Charakter besitzt. Ist es so, dann enthält die männliche Geschlechtsdrüse nur den rein weiblichen Charakter. Wenn aber das betreffende Teilungsprodukt des ersten Richtungskörpers mit männlichem Charakter versehen ist, dann trägt der Richtungskopulationskern gewiß Charaktere beider Geschlechter und ist homolog mit dem Furchungskern eines befruchteten Eies. In diesem Falle findet bei der Spermatogenese wohl die Segregation der Geschlechtscharaktere statt und werden männliche und weibliche Spermien entwickelt. Die männlichen müssen aber funktionslos bleiben, da die reifen Eier hier immer den männlichen Charakter besitzen.

Gegen diese Annahmen von CASTLE dürfte wohl manches einzuwenden sein. Erstens: die Untersuchungen von PETRUNKEWITSCH müssen, wie mir scheint, noch nachgeprüft werden. Zweitens: schon CASTLE blieb es nicht unbekannt, daß seine Annahme, daß parthenogenetische Eier, die zu Weibchen werden, nur einen, die zu Männchen werden, zwei Richtungskörper bilden, nicht immer zutrifft. Bei normaler Parthenogenese von *Rhodites rosae* entwickeln sich trotz Bildung von zwei Richtungskörpern die Eier zu Weibchen, und bei *Hydatina senta* machen die männchenerzeugenden Eier nur eine Richtungsteilung durch (die weibchenbildenden Eier bilden keinen Richtungskörper). In der kurzen Zeit, welche uns von der Veröffentlichung der CASTLEschen Arbeit trennt, zeigte sich, daß einerseits solche Fälle wie bei *Rhodites rosae* im Tierreiche nicht mehr vereinzelt dastehen, sondern daß auch bei andern Insekten, wie das die Untersuchungen von DONCASTER (1906) an *Tenthredinidae* und meine

(1907) an *Bacillus rossii* zeigen, Eier, aus denen auf parthenogenetischem Wege sich Weibchen entwickeln, zwei Richtungskörper bilden; andrerseits bilden die männchenerzeugenden Eier bei Aphididen nur einen Richtungskörper. — Wenn wir das über *Aphididae* Gesagte mit dem, was Castle für Tiere mit parthenogenetischen Generationen annimmt, vergleichen, so ergibt sich, daß wir zu entgegengesetzten Resultaten gekommen sind. Nach Castle vereinigt sich bei der Biene bei der Befruchtung immer ein rein männliches Ei mit einem rein weiblichen Spermium (männliche Spermien, wie gesagt, können vielleicht ausgebildet werden, aber kommen bei der selectiven Befruchtung nicht in Betracht, da die Eier immer nur männlich sind); bei Aphididen dagegen müssen wir annehmen, daß bei der Spermatogenese nur Spermien mit männlicher Tendenz zur Ausbildung kommen, wogegen alle befruchtungsbedürftigen Eier rein weibliche Tendenz besitzen.

Phylogenetisch würden sich die Verhältnisse von *Aphis* an die des Typus *Protenor* anschließen.

Die Weiterbildung würde darin bestehen, daß die verschiedene Chromosomenzahl im Männchen und Weibchen, die bei *Protenor* durch den Dimorphismus der Spermien bewirkt wird, bei *Aphis*, wo ja die eine Art Spermien gar nicht zur Entwicklung kommt, nicht mehr in dieser Weise zustande kommen kann. Es mußte also, damit hier überhaupt noch Männchen auftreten können, eine neue Einrichtung geschaffen werden, welche in einem parthenogenetischen Ei die gleichen Verhältnisse herstellt, wie sie bei *Protenor* durch Befruchtung mit einem Spermium ohne Heterochromosoma bewirkt werden. Diese Einrichtung, wie gesagt, muß darin bestehen, daß das dominierende weibliche Geschlechtschromosoma aus einem Teil der Eier entfernt wird.

Es ist klar, daß auch die dritte Hypothese von Wilson, daß nämlich nur ein Unterschied in der Menge oder Aktivität des Chromatins über das Geschlecht entscheidet, auf die Aphiden anwendbar ist.

Es sei im folgenden noch betrachtet, wie man die Herstellung der Zahl fünf im Männchen auf Grund der besprochenen Wilsonschen Hypothesen an bekannte Verhältnisse anknüpfen könnte. Bei der Annahme, daß es sich um spezifische Geschlechtschromosomen handelt, könnte der Vorgang einmal der sein, daß von den sechs Chromosomen die vier somatischen und das männliche sich in regulärer Weise teilen, wogegen das weibliche ungeteilt bliebe und als eine Art Heterochromosoma in den Richtungskörper überginge. Eine

zweite Möglichkeit wäre die, daß die beiden Geschlechtschromosomen zusammentreten und bei der fraglichen Teilung sich so orientieren, daß das weibliche in den Richtungskörper gelangen muß. Die übrigen vier Chromosomen würden sich regulär spalten.

Bei der andern Annahme, daß es sich nur darum handelt, ein beliebiges von zwei homologen Chromosomen zu entfernen, wären wohl auch beide Modi denkbar; allein der ersterwähnte müßte hier viel unwahrscheinlicher erscheinen. Denn es ist schwer, sich ein Mittel vorzustellen, wodurch bewirkt werden könnte, daß sich von zwei ganz gleichwertigen Chromosomen das eine so, das andre anders verhält. Wenn also weitere Beobachtungen ergeben sollten, daß von den zwei angeführten die erstere verwirklicht ist, daß also von den zwei fraglichen Chromosomen das eine sich teilt, das andre ungeteilt in den Richtungskörper übergeht, so dürfte das wohl als ein Argument betrachtet werden, daß zwischen diesen beiden Chromosomen wirklich irgend ein spezifischer Unterschied — entsprechend der ersten Wilsonschen Annahme — besteht.

Mit den hauptsächlich durch Wilson und Stevens auf cytologischem Wege gewonnenen Resultaten über den Dimorphismus der Spermien und die Geschlechtsbestimmung bei Insekten harmonieren in bemerkenswerter Weise die Ergebnisse von Experimenten, welche Correns bei höheren Pflanzen angestellt hat. Ich gehe auf diese Versuche hier nicht ein, sondern hebe nur das Resultat hervor. Es existieren nach Correns bei den untersuchten Pflanzen einerlei Eizellen, mit der Tendenz, weibliche Pflanzen zu erzeugen. Dagegen gibt es in gleicher Zahl zweierlei Samenzellen, solche mit männlicher und solche mit weiblicher Tendenz. Wird ein Ei mit einer Samenzelle der letzteren Art befruchtet, so entsteht natürlich eine weibliche Pflanze; tritt ein Spermium mit männlicher Tendenz mit einem Ei zusammen, so dominiert stets die männliche Tendenz über die weibliche und es entsteht eine männliche Pflanze.

Eine interessante Frage ist die, wie sich die bei *Phylloxera* von Morgan und bei *Aphis saliceti* von mir aufgedeckten Verhältnisse auf andre Tiere mit parthenogenetischen Generationen übertragen lassen. Eine wichtige Übereinstimmung aller dieser Fälle liegt ohne Zweifel darin, daß aus befruchteten Eiern stets Weibchen hervorgehen. Dies dürfte von vornherein darauf schließen lassen, daß die Geschlechtsbestimmung in allen diesen Fällen von ähnlichen Umständen abhängt.

Was speziell die Verhältnisse bei der Biene anlangt, so sind die Angaben der einzelnen Autoren (Petrunkewitsch [1901], Doncaster

[1906b, 1907], Meves [1907]) leider noch zu widerspruchsvoll, auch ist das Tatsachenmaterial noch in mancher Hinsicht zu lückenhaft, um ganz sichere Schlüsse zu erlauben. Halten wir uns an die Untersuchungen von Meves über die Spermatogenese, so haben dieselben zwei merkwürdige Tatsachen ergeben. Erstens: die erste Reifungsteilung ist unterdrückt, oder richtiger gesagt, sie ist beschränkt auf die Abstoßung einer kleinen protoplasmatischen Knospe, ohne daß eine Kernteilung stattfindet. Diese Erscheinung ist nach Meves offenbar so zu deuten, daß das unbefruchtete Ei, aus dem die Drohne entsteht, nur die reduzierte Chromosomenzahl besitzt, so daß eine Reduktion in der Spermatogenese nicht mehr stattzufinden hat. Die Abstoßung jener protoplasmatischen Knospe wäre also ein rudimentärer Vorgang.

Die zweite Eigentümlichkeit in der Spermatogenese der Biene ist die, daß die zweite Reifungsteilung zweierlei Spermatiden liefert, große und kleine, von denen die letzteren degenerieren. Auf den ersten Blick möchte man wohl geneigt sein, diesen Vorgang, obgleich er die zweite Teilung betrifft, mit der inäqualen ersten Reifungsteilung bei Aphiden zu vergleichen. Allein schon die von Meves und Duesberg (1908) und Lams (1908) festgestellte Tatsache, daß bei der Hornisse und der Ameise die zweite Reifungsteilung äqual verläuft, dürfte darauf hinweisen, daß es sich in jenem Vorkommnis bei der Biene um eine Erscheinung von untergeordneter Bedeutung handelt, die eine Vergleichung mit den Zuständen der Aphiden nicht gestattet.

So erhebt sich also die Frage, ob die rudimentäre erste Reifungsteilung in der Spermatogenese der untersuchten Hymenopteren mit der inäqualen ersten Teilung bei *Aphis saliceti* verglichen werden kann. Es scheint dies in der Tat in gewisser Hinsicht möglich zu sein. Wir sind zu dem Resultat gekommen, daß die bei *Aphis* chromatinärmeren und degenerierenden Spermatocyten zweiter Ordnung die männlichen Spermatozoen geliefert hätten, wie beim Typus *Protenor*, d. h. diese an Chromatin armen Spermien würden, wenn sie sich entwickelten und zur Befruchtung kämen, zur Entstehung von Männchen führen. Nun soll nach Meves die männliche Biene nur halb so viele Chromosomen enthalten als die weibliche. Sollte also aus einem befruchteten Bienenei ein Männchen entstehen, so müßte die Befruchtung durch ein Spermium geschehen, das gar kein Chromatin enthält, da ja schon das Ei die für das Männchen ausreichende Zahl von 16 Chromosomen besitzt.

Es wäre also hier, wo der Gegensatz der Chromatinmenge, auf dem hypothetischerweise die Geschlechtsbestimmung beruht, den denkbar höchsten Grad erreicht hat, auch die Ausbildung dieses Gegensatzes in der Spermatogenese zu jenem äußersten Extrem gelangt, daß die eine Tochterzelle alles Chromatin, die andre nichts mehr erhält. Es erscheint angesichts des Vorkommens von chromatinlosen (apyrenen) Spermien bei *Paludina* nicht undenkbar, daß auch bei den Vorfahren der untersuchten Hymenopteren solche gebildet worden sind, und daß aus den Eiern, welche sie befruchteten, Männchen entstanden sind, wie ja schon R. Hertwig (1905) diese Vermutung für *Paludina* ausgesprochen hat.

Hier sei auch noch eine kurze Betrachtung über die Verhältnisse bei *Dinophilus* eingeschaltet, da es nicht unmöglich erscheint, daß auch sie mit denen der Aphiden (spez. *Phylloxera*) in Parallele gebracht werden könnten. Hertwig (1905) und Freiherr von Malsen (1907) halten es zwar für sicher, daß die Kerne der kleinen männlichen Eier ebenso groß sind wie die der weiblichen Großeier, und daß der Unterschied nur in der Quantität des Plasma besteht. Wie man aber aus Text und Abbildungen von von Malsen sieht, ist diese Annahme nicht durch genaue cytologische Beobachtungen unterstützt; und es erscheint keineswegs ausgeschlossen, wie das schon Wilson (1906b) betont hat, daß auch hier ein Unterschied in der Chromatinquantität (wobei das männliche Geschlecht im Nachteile wäre) vorhanden ist. Es mag erlaubt sein, zu klarerer Darlegung die Chromosomenzahl von *Aphis saliceti* und *Phylloxera* hypothetisch für *Dinophilus* anzunehmen. Die Zellen des Männchens hätten fünf, die des Weibchens sechs Chromosomen. Die Oogenese müßte so verlaufen, dass sowohl Eier mit drei als solche mit zwei Chromosomen entstünden, eine Erscheinung, die mit der Entstehung von zweierlei Eiern, solchen mit sechs und solchen mit fünf Chromosomen, bei Aphiden zu vergleichen wäre. Die ersteren wären die weiblichen, die letzteren die männlichen Eier. Bei der Befruchtung, welche wieder zu den Zahlen fünf (♂) und sechs (♀) führen würde, dürften nur Spermien mit drei Chromosomen in Funktion treten. Da nun die nicht reduzierte Zahl im Männchen fünf ist, so wäre anzunehmen, daß, wie bei Aphiden, zweierlei Spermien, solche mit drei und solche mit zwei Chromosomen entstehen würden, aber nur die ersteren zu voller Ausbildung kämen. Diese Erklärungsweise geht von der Vorstellung aus, daß nur die verschiedene Chromatinmenge über das Geschlecht entscheidet, und ist natürlich völlig hypothetisch. Allein es könnte

doch vielleicht von Wert sein, wenn fernere Untersuchungen an *Dinophilus* die ausgesprochenen Gesichtspunkte im Auge behalten würden.

Es sei noch hinzugefügt, daß es keineswegs als sicher gelten kann, daß bei *Dinophilus* die männlichen Eier überhaupt befruchtet werden. Sollten sie sich parthenogenetisch entwickeln, so wäre die Analogie mit *Phylloxera* natürlich noch leichter durchzuführen.

Zum Schlusse möchte ich nur ganz kurz auf einige Punkte der Hypothese von R. Hertwig (1905, 1906, 1907) eingehen, daß die Verschiedenheit der Geschlechter auf einem verschiedenen Wechselverhältnis der Kernsubstanz und des Protoplasma beruht. Hertwig geht hier von der zuerst durch Gerassimow (1902) und Boveri (1902, 1905) experimentell festgestellten Tatsache aus, daß sich die Plasmamenge nach der Chromatinmenge reguliert, so daß also offenbar jede Zellenart nach einem bestimmten Mengenverhältnis von Kern und Protoplasma strebt, welches R. Hhrtwig die Kernplasmarelation genannt hat und welches er durch den Quotienten $\frac{K}{p}$ ausdrückt. Da die Kernplasmarelation im reifen Ei zugunsten des Protoplasma, im Spermium zugunsten des Kerns ganz gewaltig verschoben ist, so meint er, daß in dieser verschiedenen Zellregulation »das einzige allen Einzelfällen sexueller Differenzierung gemeinsame Merkmal« gegeben sei. Nach seinen Anschauungen würden die chromatinarmen Eier Weibchen, die chromatinreicheren Männchen liefern. Dies faßt er in folgende Formeln: $\frac{K}{p} = ♀$; $\frac{K+k}{p} = ♂$. (1906)

Zu den Faktoren, welche die Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Kerns bewirken und somit zur Entstehung von Männchen führen, zählt Hertwig auch die Parthenogenese. Parthenogenese sei eine autogene Entwicklung, und eine solche wird, wie es ihm die autogenen Entwicklungen der Protozoen gezeigt haben, eine Zunahme der Kernsubstanz auf Kosten des Protoplasma fördern. Die Befruchtung dagegen sei ein regulatorischer Vorgang, »das Einführen eines fremden Elements, wie es der Spermakern ist, möchte eine übermäßige Entfaltung der Zelltätigkeit hintanhalten. Wie ein übermäßiges Anwachsen der Kernsubstanz bei Protozoen Ursache wird, daß Befruchtungsvorgänge ausgelöst werden, so wäre umgekehrt die Befruchtung ein Mittel, der dem Organismus schädlichen funktionellen Kernhypertrophie entgegenzuwirken . . . (1905, S. 209)«.

»Je ähnlicher Ei- und Spermakern sind, wie es bei Inzucht zutrifft, um so günstiger wird der Verlauf der Befruchtung für die Er-

zeugung von Männchen sein, was ja im allgemeinen mit den Erfahrungen der Tierzüchter übereinstimmt. Eine anderweitige Abschwächuug der Wirkung des Spermakerns kann dadurch herbeigeführt werden, daß seine Substanz an vitaler Energie oder an Masse ababnimmt«. — Was die Abnahme der Masse betrifft, so meint hier HERTWIG die chromatinarmen (oligopyrenen) und chromatinfreien (apyrenen) Spermien. Er statuiert, daß Befruchtung mit apyrenen Spermien nur eine Entwicklungserregung sei und daß im Prinzip dieser Vorgang mit einer Parthenogenese übereinstimmen würde. Die Befruchtung mit oligopyrenen Spermien würde in ihren Wirkungen auf der Grenze zwischen Parthenogenese und echter Befruchtung stehen. »Das alles legt die Vermutung nahe, daß die ‚Befruchtung‘ mit apyrenen und oligopyrenen Spermatozoen die Aufgabe hat, Männchen zu erzeugen« (1905, S. 210). Als Beweis für die Annahme, daß die Parthenogenese das männliche Geschlecht begünstigt, führt HERTWIG die Erfahrungen an Bieneneiern an, welche unbefruchtet sich zu Männchen, befruchtet zu Weibchen entwickeln, und sagt: (1905, S. 207): »An der Bedeutsamkeit dieser Tatsache wird nichts dadurch geändert, daß bei andern Hymenopteren, ferner bei Aphiden und Daphniden viele parthenogenetische, rein weibliche Generationen aufeinanderfolgen, ehe Männchen gebildet werden. Denn es kann ja keinem Zweifel unterliegen, daß die Eier verschiedener Tierarten rücksichtlich der geschlechtlichen Differenzierung sehr verschieden reguliert sind. Es wird Eier von gleichsam labilem sexuellen Gleichgewicht geben, welche auf geschlechtsbestimmende Einflüsse rasch reagieren, anderseits Eier oder Eigenerationen, welche nach einer Richtung, sei es nach der weiblichen, sei es nach der männlichen prädisponiert sind, welche daher nur durch energische oder durch häufig wiederholte Einflüsse umgestimmt werden können. Das Bienenei möchte ich als ein Ei mit labilem sexuellen Gleichgewicht deuten, die Eier der aus einem Winterei ausschlüpfenden Aphiden und Daphniden dagegen als Eier mit stark ausgeprägtem weiblichem Charakter. Es müssen hier mehrere, bei manchen Arten sehr zahlreiche Generationen dem Einfluß der Parthenogenesis und der damit verbundenen, durch autogene Entwicklung bedingten Umgestaltung der Kernplasmarelation unterworfen werden, ehe die kumulierte Wirkung ausreicht, um das Auftreten männlicher Tiere zu veranlassen«.

Seine Experimente an Froscheiern erlauben ihm schon jetzt anzunehmen, daß die verfrüht gereiften und überreifen Eier die Entwicklung der Männchen begünstigen. Für die frühreifen Eier sei

das leicht erklärlich, da hier eine männliche Kernplasmarelation von vornherein zu erwarten war, weil eine ungenügende Ausbildung von Protoplasma stattgefunden habe. Bezüglich der überreifen Eier sagt HERTWIG (1905, S. 206): »Für die überreifen Eier ist eine derartige Erklärung ausgeschlossen. Denn es liegt kein Grund zur Annahme vor, daß ein überreifes Ei geringere Mengen von Protoplasma habe als ein auf der Höhe der Geschlechtsreife abgesetztes Ei«. Nach seiner Meinung »können hier die Veränderungen nur vom Kern ausgegangen sein, indem dieser eine Zunahme seiner Substanz erfahren hat« und dadurch eine geschlechtliche Umstimmung bewirkte, bei welcher weibliche Eier zu männlichen werden. Solche Veränderungen erklärt HERTWIG durch eine dem Ei innewohnende Tendenz zur Parthenogenesis, welche seiner Meinung nach allen Tieren mehr oder weniger gemeinsam sei. Ein langes Verbleiben im Uterus würde hier vielleicht schon bei Eiern die ersten Vorbereitungen zur parthenogenetischen Entwicklung einleiten und damit die Zunahme der Kernsubstanz zur Folge haben. Das bezieht sich sowohl auf die weiblichen wie auch auf die männlichen Eier, welche sich ja in jedem Gelege wohl zusammenfinden. Wenn die ersteren ihre Kernplasmarelation aus $\frac{k}{p}$ in $\frac{K+k}{p}$ verwandeln, so werden die letzteren eine Verwandlung aus $\frac{K+k}{p}$ in $\frac{K+2k}{p}$ erfahren.

Gegen die Behauptung HERTWIGS, daß die chromatinärmeren Eier Weibchen und die chromatinreicheren Männchen liefern, hat WILSON (1906b) unter anderem bemerkt, daß seine Untersuchungen an mehreren Hemipterenarten gezeigt haben, daß das Weibchen und nicht das Männchen eine größere Quantität der Chromatinsubstanz in seinem Kern aufweist (die protoplasmatische Masse sei, sofern man beobachten konnte, die gleiche.) »The difference is here one of nuclear constitution and is irrespective of temporary changes of nuclear volume such as are common to all cells«. Hierauf antwortet HERTWIG in seinem zweiten Vortrag: »WILSON führt unter anderem als eine gegen meine Theorie sprechende Tatsache die von ihm gemachte Beobachtung ins Feld, daß die Befruchtung mit Spermatozoen, welche ein Chromosoma (das accessorische Chromosom) zu wenig haben, bei den Wanzen männliche Tiere erzeugt. Mir ist dieser Einwand unverständlich. Ich habe in meinem Breslauer Vortrag hervorgehoben, wie ich mir den bei Bienen so unverkennbaren Einfluß der Parthenogenesis auf das Geschlecht vorstelle, daß Parthenogenesis zu den »autogenen« Entwicklungen gehöre,

daß diese die Bildung des männlichen Geschlechts begünstigen. Eine amphigone Entwicklung müsse nun um so mehr die Bildung des männlichen Geschlechts begünstigen, je mehr die Wirkung des Spermatozoon abgeschwächt werde. Das geschehe bei oligopyrenen Spermatozoen und in höchstem Maße bei apyrenen Spermatozoen, bei denen ja eine typische Befruchtung gar nicht mehr zustande kommen könne, sondern ein der Parthenogenese gleichwertiger Vorgang. Wenn bei Wanzen die männlichen Tiere aus Eiern entstehen, die von Spermatozoen ohne das accessorische Chromosom, also von oligopyrenen Spermatozoen befruchtet werden, so ist hiermit eine Bestätigung meiner Anschauungen gegeben, keine Widerlegung«.

Fragen wir, ob die Zustände bei Aphiden auf diese Streitfragen ein Licht werfen können, so dürfte folgendes zu sagen sein.

Die Männchen von Aphiden entstehen gewöhnlich am Ende der parthenogenetischen Fortpflanzung, also zur Zeit, wo nach Hertwig die Wirkung der »autogenen« Entwicklung ihren Höhepunkt erreichen sollte und eine Zunahme der Kernsubstanz zur Folge haben müßte. Die Tatsachen zeigten uns aber das Gegenteil: die Kerne der Männchen sind gegenüber den Kernen der aus befruchteten und unbefruchteten Eiern entstandenen Weibchen (K) in ihrer Chromatinmasse reduziert $(K—k)$. Damit ist festgestellt, daß bei *Aphis saliceti* das unbefruchtete Ei erst dann die Tendenz bekommt, sich zu einem männlichen Individuum zu entwickeln, wenn ein Teil seiner Chromatinmasse eliminiert wurde, und also da, wo die Hertwigsche Theorie durchaus ein + fordert, ein — sich ergibt. Wenn es sich aber auch in der Tat zeigte, daß es Formen gibt, wo bei Männchen die Chromatinmasse in Kernen wirklich größer ist als bei Weibchen, auch dann wäre es schwer, die Anschauungen Hertwigs anzunehmen, da, wie wir jetzt wissen, auch das Umgekehrte sicher der Fall sein kann.

Es ist mir auch nicht ganz verständlich, warum Hertwig so überzeugt ist, daß die Parthenogenese als ein männlichbestimmender Faktor angesehen werden muß, und den Verhältnissen bei der Biene in dieser Hinsicht so viel Beweiskraft zuschreibt. Man darf wohl annehmen, daß die Parthenogenese aus der geschlechtlichen Fortpflanzung als eine Anpassung an besonders günstige Lebensbedingungen entstanden ist und auch gerade den Zweck hat, der betreffenden Art die Möglichkeit zu geben, diese Bedingungen bestens auszunützen. Warum sollte damit gerade eine besondere Begünstigung der Männchenerzeugung verbunden sein? Was sollte sie der Art nützen? Der Fall bei der Biene dürfte doch wohl nicht so typisch für die Par-

thenogenese sein und braucht nicht durchaus als Regel aufgefaßt zu werden.

Es mag zum Schluß die Frage berührt werden, ob sich nicht vom Standpunkt der Kernplasmarelationslehre die bisher über die Geschlechtsbestimmung bei Insekten aufgefundenen Tatsachen in einer andern, wesentlich einfacheren Weise als durch die HERTWIGschen Theorien erklären ließen. BOVERI hat durch seine Versuche an Seeigellarven gezeigt (1902 und 1905), daß die Zellgröße um so geringer ist, je weniger Chromatin der Kern enthält. Von zwei im Plasma gleich großen Eiern liefert dasjenige mit weniger Kernsubstanz in der Larve kleinere und dafür mehr Zellen.

Nun finden wir bei Insekten, daß die Männchen dann entstehen, wenn im Ei ein Minus an Chromatin vorhanden ist. Es sind zwar frühere Angaben von MC CLUNG, SUTTON vorhanden, welche bei verschiedenen Orthopteren eine größere Chromosomenzahl für das männliche Geschlecht als für das weibliche beanspruchen, aber durch die neueren Untersuchungen von WASSILIEFF (1907) und GUTHERZ (1908), welche bei *Blatta germanica* und *Gryllus domesticus* dieselben Verhältnisse wie WILSON für *Hemiptera* (Typus *Protenor*) nachweisen konnten, dürften jene alten Angaben wohl als irrtümlich nachgewiesen sein.

Es scheint also ein für Insekten allgemeines Gesetz zu sein, daß wenn überhaupt ein Unterschied in der Chromatinmenge zwischen dem weiblichen und männlichen Geschlecht vorhanden ist, stets das Männchen die geringere Menge besitzt. Dies gilt nicht nur für Arten mit geschlechtlicher Fortpflanzung, sondern auch für die mit parthenogenetischen Generationen. Auch auf den Fall bei der Biene kann man das anwenden. Natürlich ist der Unterschied in der Chromatinmenge nirgends groß genug, um auf Grund des von BOVERI nachgewiesenem Verhältnisses von Kern- und Plasmamenge den gewaltigen Größenunterschied von Eizelle und Samenzelle zu erklären. Allein es könnte dieser Unterschied der Kernmenge wenigstens die Bedeutung eines Initialunterschiedes zwischen den beiderlei Geschlechtszellen besitzen, der sich durch andere, uns unbekannte Faktoren weiterhin zu der bekannten Differenz zwischen Oo- und Spermatogenese steigert. Wenn diese Hypothese richtig ist, so ist wohl anzunehmen, daß z. B. bei *Phylloxera*, wo kleine männliche und große weibliche Eier vorhanden sind, die Herstellung der verminderten Chromosomenzahl, welche in der Oogenese des sexuparen Weibchens mit der Bildung der männchenerzeugenden Eier einher-

geht, nicht erst in der Reifungsteilung erfolgt, d. h. nicht erst, nachdem die Eigröße schon bestimmt ist, sondern schon in einem früheren Stadium der Oogenese.

Nachtrag.

Beim Niederschreiben der vorigen Kapitel habe ich die am Ende des vergangenen Jahres publizierte Arbeit von TANNREUTHER (1907) über die Entwicklung der Keimzellen bei Aphiden nicht berücksichtigen können, da ich erst ganz kürzlich davon Kenntnis bekam. Ich möchte das hier, wenn auch ganz kurz, nachholen. TANNREUTHER beobachtete hauptsächlich die Lebensweise von zwei Arten, *Melanoxanthus salicis* und *Melanoxanthus salicola*, unter normalen und künstlichen Bedingungen und kam zu dem Schlusse, daß der volle Cyclus (von der Stammutter, die sich aus dem befruchteten Winterei entwickelt, bis zur geschlechtlichen Generation einschließlich) immer aus sieben Generationen bestehen muß. Die ungenügende Nahrung und die niedrige Temperatur sind nicht imstande, ein früheres Erscheinen der geschlechtlichen Individuen durch Überspringen der nötigen Zahl parthenogenetischer Generationen herbeizuführen, und diese Faktoren haben nur einen Einfluß auf die Dauer der Intervalle, in denen die Generationen aufeinanderfolgen. Da bei mangelhafter Nahrung die Entwicklung und die Reifung der Individuen von aufeinanderfolgenden Generationen verzögert wird, so tritt auch die geschlechtliche Generation später auf, aber ausnahmslos als die siebente. Dieses Ergebnis stimmt also nicht mit den von mir schon oben erwähnten Angaben von C. F. MORGAN (1885), KELLER (1887) für *Phylloxera* überein. Es steht auch im Widerspruch mit den Resultaten ISSAKOWITSCHS (1906) an Daphnien, wonach die künstlich geschaffenen ungünstigen Existenzbedingungen (Temperatur und Nahrung) das Ablösen der parthenogenetischen Fortpflanzung durch die geschlechtliche herbeiführen.

TANNREUTHER bestreitet auch die am meisten vertretene Ansicht, daß ungünstige Lebensbedingungen oder Mangel an Ernährung die direkte Ursache des Auftretens der gewöhnlichen geflügelten Weibchen seien. Die größte Anzahl von geflügelten Individuen wurde bei den erwähnten Arten in der zweiten parthenogenetischen Generation beobachtet (bis 95 % geflügelte Tiere) und gerade da, wo die Wirtspflanze die reichste Nahrung bot. Ich möchte daran erinnern, daß damit die Experimente von MACCHIATI (1884), MORDWILKO (1907)

u. a. im Widerspruch stehen. Nach TANNREUTHER spielt die Befruchtung bei Aphiden bei der Geschlechtsbestimmung nicht jene direkte Rolle wie bei andern Hemipteren. In der fünften parthenogenetischen Generation tritt sozusagen eine Spaltung in weibliche und männliche Linien ein. Die Eier ein und desselben Weibchens der fünften Generation werden zu sexuparen (sechste Generation), die entweder nur Weibchen oder nur Männchen (siebente Generation) erzeugen.

Was den cytologischen Teil der Arbeit betrifft, so stimmen die Untersuchungen von TANNREUTHER mit den meinigen darin überein, daß er auch im Gegensatz zu den früheren Forschern im Endfach der viviparen Weibchen außer dem äußeren Eiröhrenepithel noch zwei Arten von Zellen unterscheidet: Dotterzellen und Oocyten (»the nutritive or ovarian glands and the ova«). Die Angabe TANNREUTHERS, daß die Oocyten von den Epithelzellen der Eiröhre an der Basis des Endfaches entstehen und erst nachträglich sich mit dem »nutritive string« in Verbindung setzen, dürfte jedoch unrichtig sein. Er dürfte hier wohl die Mitosen, die in den Epithelzellen vorkommen, für Oogonienteilungen gehalten haben. Auch in sehr vielen andern Punkten weicht die Darstellung von TANNREUTHER von der meinigen ab. Zum Teil mag das darauf beruhen, daß wir verschiedene Objekte studiert haben. So ist es nicht undenkbar, daß gerade in dem wichtigsten Punkt, der Zahl der Chromosomen beim Männchen, die er, wie die des Weibchens, auf sechs angibt, wirklich ein Unterschied vorhanden ist. Allerdings halte ich es nach MORGANS letzten (1908) und meinen Befunden, und nachdem auch Miß STEVENS (nach mündlicher Mitteilung) neuerdings zu den gleichen Ergebnissen gelangt ist, für höchst wahrscheinlich, daß TANNREUTHER sich geirrt hat.

Daß TANNREUTHER in den Mitosen nichts von achromatischen Teilen (Spindel) gefunden hat, beruht wohl ohne Zweifel auf schlechter Konservierung seiner Objekte; desgleichen, wenn er im Ruhestadium eine Kernmembran vermißt. Vielleicht ist der Grund der, daß er die Konservierungsflüssigkeit heiß angewandt hat.

Zum Zweck der Reduktion in der Spermatogenese sollen die Chromosomen sich Ende an Ende aneinanderlegen. Ich möchte aus seinen Bildern schließen, daß er die entscheidenden Stadien, wie sie durch meine Fig. 53—62 repräsentiert werden, nicht gesehen hat.

Würzburg. Dezember 1908.

Literatur.

W. B. von Baehr. 1907. Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Bacillus rossii. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. 24.

—— 1908. Über die Bildung der Sexualzellen bei Aphididae. Zool. Anz. Bd. 33.

M. Balbiani. 1869, 1870, 1872. Mémoire sur la géneration des Aphides. Annal. des sc. nat. Zool. Vol. 11, 14, 15.

F. Baltzer. 1908. Über mehrpolige Mitosen bei den Seeigeleiern Verh. d. phys. med. Ges. Würzburg.

W. Bateson and E. R. Saunders. 1902. Experimental Studies in the Physiology of Heredity. Reports to the Evolution Committee Roy. Soc. Report 1.

H. Bayer. 1904. Befruchtung und Geschlechtsbildung. Straßburg.

J. Beard. 1902. The Determination of sex in Animal Development. Anat. Anz. Bd. 12.

Blochmann. 1887. Über die Richtnngskörper bei Insekten. Morphol. Jahrb. Bd. 20.

P. Boiteau. 1885. Études sur la réproduction du Phylloxera. Compt. Rend. Vol. 100.

A. Boring. 1907. A Study of the spermatogenesis of twenty-two species of the Membracidae, Jassidae, Cercopidae and Fulgoridae. Journ. of Exper. Zool.

Th. Boveri. 1902. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. phys. med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 35.

—— 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

—— 1905. Zellen-Studien. Heft 5. Jena.

F. Braem. 1893. Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57.

E. Bresslau. 1904. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 76.

G. B. Buckton. 1881. Monograph of the British Aphides. Vol. III. Ray Society. London.

W. E. Castle. 1903. The Heredity of sex. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 40.

C. Correns. 1907. Die Bestimmnng und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. Berlin.

L. Doncaster. 1906a. On the maturation of the unfertilised egg, and the fate of the polar bodies in the Tenthredinidae (sawflies). Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 49.

—— 1906b. Spermatogenesis of the Hive Bee. Anat. Anz. Vol. 29.

—— 1907. Spermatogenesis of the Honey Bee. Anat. Anz. Vol. 31.

S. Duesberg. 1907. Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. mikr. Ant. Bd. 71.

—— 1908. Les divisions des Spermatocytes chez le Rat. Arch. f. Zellforsch.

R. von Erlanger und R. Lauterborn. 1897. Über die ersten Entwicklungsvorgänge im parthenogenetischen nnd befruchteten Rädertierei. Zool. Anz. Bd. 20.

J. Gerassimow. 1902. Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 1.

R. Goethe. 1883. Die Blutlaus. Landwirtsch. Jahrbücher. Berlin.

R. Goldschmidt. 1905a. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. 21.

—— 1905b. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. 21.

S. Gutherz. 1906. Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd 69.

—— 1908. Über Beziehungen zwischen Chromosomenzahl u. Geschlecht. Centralblatt f. Physiol. Bd. 22.

V. Häcker. 1902. Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 37.

—— 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 1.

H. Henking. 1891. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwicklung bei Pyrrhocoris apterus. Z. wiss. Zool. Bd. 51.

O. Hertwig. 1897. Über einige am befruchteten Eie durch Centrifugalkraft hervorgerufene Metamorphosen. Sitz.-Ber. k. preuß. Acad. Wiss.

R. Hertwig. 1905. Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch.

—— 1906. Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch.

—— 1907. Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch.

—— 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

C. G. Hewitt. 1906. The Cytological Aspect of Parthenogenesis. Mem. Proc. Manchester lit phil. Soc. Vol. 50.

A. Issakowitsch. 1906. Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl.-Gesch. Bd. 69.

J. H. Kaltenbach. 1843. Monographie der Familien der Pflanzenläuse. Aachen.

C. Keller. 1887. Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf Phylloxera vastatrix. Zoolog. Anz. Bd. 10.

N. Koltzoff. 1906. Studien über die Gestalt der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67.

E. Korschelt. 1882. Über Bau und Entwicklung von Dinophilus apatris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37.

E. Korschelt und K. Heider. 1902, 1903. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. Jena.

J. F. Kyber. 1815. Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Germars Magaz. d. Entom.

H. Lams. 1908. Les divisions des Spermatocytes chez la Fourmi (Camponotus herculeanus L.). Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

M. v. Lenhossek. 1903. Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena.

Fr. Leydig. 1866. Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Dresden.

L. Macchiati. 1884. A proposito della teoria del Chiarissimo Sig. J. Lichtenstein del titolo: »L'evoluzione biologica degli Aphidi in generale e della Fillossera in particolare«. Bull. Soc. Entom. Ital. Anno 16.

H. Frh. von Malsen. 1906. Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des Dinophilus apatris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69.

E. Maupas. 1890. Sur la multiplication et la fécondation de l'Hydatina senta Ehr. Compt. Rend. Vol. 111.

—— 1891. Sur la determinisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. Compt. Rend. A. Paris. Vol. 113.

C. E. Mc Clung. 1902a. The Accessory Chromosome — Sex-Determinant? Biol. Bull. Vol. 3.

—— 1902b. The Spermatocyte Divisions of the Locustidae. Kansas Univ. Sc. Bull. Vol. 1.

—— 1905. The Chromosome complex of orthopteran Spermatocytes. Biol. Bull. Vol. 9.

F. Meves 1899. Über Struktur und Histogenese der Samenräden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54.

—— 1900. Über den von la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56.

—— 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.

F. Meves und J. Duesberg. 1908. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabro). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71.

van Mollé. 1906. La spermiogénèse dans l'ecureuil. Cellule, Vol. 23.

F. H. Montgomery. 1901. A Study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Trans. Amer. phil. soc. Vol. 20.

—— 1906. Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera heteroptera. Trans. Amer. phil. soc. Vol. 21.

A. Mordwilko. 1907. Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse Aphididae Passerini. Biol. Centralbl.

C. F. Morgan. 1885. Notes on experiments made with the winged form of Phylloxera vastatrix radicola. Trans. Ent. soc. London proc.

F. H. Morgan. 1906. The male and female eggs of Phylloxerans of the hickories. Biol. Bull. Vol. 10.

—— 1908. The production of two kinds of Spermatozoa in Phylloxerans functiond »female producing« and rudimentary Spermatozoa. Proc. Soc. f. Exper. Biol. a. Medic. Vol. 5.

M. Nussbaum. 1897. Die Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina senta. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49.

F. C. Paulmier. 1899. The Spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. of Morphol. Vol. 15.

F. Payne. 1908. On the sexual differences of the Chromosome groups in Galgulus oculatus. Biol. Bull.

A. Petrunkewitsch. 1901. Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten nnd unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. 14.

—— 1903. Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. 70.

M. Popoff. 1907. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.

R. C. Punnett. 1906. Sex-determination in Hydatina with some remarks on Parthenogenesis. Proceed. Roy. Soc. Vol. 78.

F. Schäfer. 1907. Spermatogenese von Dytiscus. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. 23.

A. und K. E. Schreiner. 1908. Zur Spermienbildung der Myxinoiden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

O. Schultze. 1903. Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 63.

R. de Sinéty. 1902. Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. Cellule. Vol. 19.

N. M. Stevens. 1905 a. Study of the germ cells of Aphis rosae and Aphis oenotherae. Journ. Exper. Zool. Vol. 2.

—— 1905 b. Studies in Spermatogenesis. Carnegie Inst. Wash.

—— 1906 a. Studies on the germ cells of Aphids. Carnegie Inst. Wash. Publ. 51.

—— 1906 b. Studies in Spermatogenesis. Part. II. Carnegie Inst. Wash.

—— 1908. A study of the germ cells of certain Diptera, with reference to the heterochromosomes and the phenomena of synapsis. Journal of exp. Zool. Vol. 5.

E. Strasburger. 1900. Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl. Bd. 20.

O. zur Strassen 1896. Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3.

J. P. Stschelkanovzew. 1904. Über die Eireifung bei viviparen Aphiden. Biol. Centralbl. Bd. 24.

W. S. Sutton. 1902. On the Morphology of the chromosome group in Brachystola magna. Biol. Bull. Vol. 4.

G. W. Tannreuther. 1907. History of the germ cells and early embryology of certain Aphids. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. 24.

A. Wassilieff. 1907. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.

L. Will. 1883. Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. 6.

E. B. Wilson. 1905 a. Studies on Chromosomes. I. Journ. Exper. Zool. Vol. 2.

—— 1905 b. Studies on Chromosomes. II. Journ. Exper. Zool. Vol. 2.

—— 1906 a. Studies on Chromosomes. III. Journ. Exper. Zool. Vol. 3.

—— 1906 b. A new theory of sex-production. Science. Vol. 23.

—— 1907 a. Note on the Chromosome groups of Metapodius and Banasa. Biol. Bull. Vol. 12.

—— 1907 b. The supernumerary Chromosomes of Hemiptera: Science. Vol. 26.

E. Witlaczil. 1881. Zur Anatomie der Aphiden. Arb. Zool. Inst. Wien.

—— 1884. Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 40.

R. Woltereck. 1898. Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Kerngeschichtliche und biologische Studien an parthenogenetischen Cyprideu. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 64.

H. E. Ziegler. 1895. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgäuge der Nematoden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 60.

Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen sind mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparats entworfen. Die Vergrößerung beträgt für Fig. 1—4 1190 : 1 (Zeiss Apochr. Brennweite 2 mm, num. Ap. 1,30 und Comp.-Oc. 6) für alle andern 2570 : 1 (dasselbe Objektiv, Comp.-Oc. 12).

Tafel XII.

Fig. 1—4.

Fig. 1. *Schizoneura lanigera.* Längsschnitt durch eine parthenogenetische Eiröhre eines Embryo. *Ef.* Endfaden. *Eirep.* Eiröhrenepithel. *Nz.* Nährzelle. *Ooc.* Oocyte. Subl. Eisessig. Eisenhämatoxylin.

Fig. 2. *Aphis rosae.* Längsschnitt durch eine parthenogenetische Eiröhre eines Embryo. FLEMMINGsches Gemisch. Safranin.

Fig. 3. *Schizoneura lanigera.* Längsschnitt durch den unteren Abschnitt eines Winterovariums und die Endkammer und das erste Eifach einer parthenogenetischen Eiröhre einer sexuparen Nymphe. *Nz.* Nährzelle. *Ooc.* Oocyte. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 4. *Aphis saliceti.* Längsschnitt durch die Endkammer eines Winterovariums. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 5—15. *Schizoneura ulmi.*

Fig. 5—7. Oocytenkerne aus einer jung. Endkammer. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 8—9. Oocytenkerne aus der Endkammer einer etwas älteren Eiröhre. FLEM. Gem. Safr. Lichtgrün.

Fig. 10. Eifach. Oocyte in der Wachstumsperiode. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 11. Äquatorialplatte der Richtungsteilung. Polansicht. FLEM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 12. Angefangene Anaphase der Richtungsteilung. Seitenansicht. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 13. Vorgeschrittene Anaphase. FLEM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 14. Endstadium der Anaphase. Bildung der Kernmembran am Eikern. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 15. Phrophase der ersten Furchungsteilung. *Rk.* Richtungskörper. FLEK. Gem. Eisenhäm.

Tafel XIII.

Fig. 16—21. *Schizoneura lanigera.*

Fig. 16—17. Oocytenkerne in der Endkammer. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 18. Eifach. Oocyte in der Wachstumsperiode. Subl. Eisenhäm.

Fig. 19. Späteres Stadium. Prophase der Richtungsteilung. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 20. Richtungsspindel. Seitenansicht. Subl. Eises. Eisenhäm.

Fig. 21. Äquatorialplatte der Richtungsteilung. Polansicht. Subl. Eisess. Borax-Karmin.

Fig. 22—29. *Pemphigus pyriformis.*

Fig. 22. Oocytenkern in der Endkammer.

Fig. 23. Eifach. Äquatorialplatte der Richtungsteilung. Polansicht. FLEM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 24. Metaphase der Richtungsteilung. Seitenansicht. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 25. Anaphase der Richtungsteilung. FLEM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 26. Eifach. Metaphase der ersten Furchungsteilung. Seitenansicht. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 27. Anaphase der ersten Furchungsteilung. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 28. Äquatorialplatte des Furchungskernes. FLEM. Gem. Saf. Lichtgr.

Fig. 29. Zwei Furchungskerne, dazwischen der ins Ei wiederaufgenommene einzige Richtungskörper. FLEM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 30—33. *Aphis rosae.*

Fig. 30. Eifach. Oocyte in der Wachstumsperiode. FLEM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 31. Prophase der Richtungsteilung. FLEM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 32. Ausbildung der Richtungsspindel. FLEM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 33. Äquatorialplatte des Furchungskerns. Polansicht. FLEM. Gem. Safr. Lichtgr.

Tafel XIV.

Fig. 34—42 *Aphis saliceti.*

Fig. 34. Zelle aus einer jungen Genitalanlage. FLEM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 35. Oocytenkern in der Endkammer. HERMANNsches Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 36. Bildung des Eifaches. Oocyte in der Wachstumsperiode. HERM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 37. Eifach. Oocyte in der Wachstumsperiode. *Dk.* Dotterkern. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 38. Oocyte in der Wachstumsperiode. Späteres Stadium. HERM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 39. Äquatorialplatte der Richtungsteilung. Polansicht. PETRUNKEWITSCH Gem.

Fig. 40. Äquatorialplatte des Furchungskerns eines weiblichen Embryo. Polansicht. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 41. Anormale Richtungsspindel, »Richtungskegel«. Subl. Eises. Eisenhäm.

Fig. 42. Prophase der Richtungsteilung. Fünf Chromosomen? FLEM. Gem. Eisenhäm.

Tafel XV.

Aphis saliceti.

Fig. 43. Spermatogonium aus einer jungen Spermatogoniencyste (mit wenigen Zellen). *Chrk.* Chromatoider Körper. HERM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 44. Spermatogonium aus einer älteren Spermatogoniencyste (mit vielen Zellen). Subl. Eises. Safr. Lichtgr.

Fig. 45. Prophase der Spermatogonienteilung. HERM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 46. Prophase der Spermatogonienteilung. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 47. Äquatorialplatte der spermatogonialen Teilung. Polansicht. HERM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 49—51. Spermatocyten I. Ordnung in der Wachstumsperiode. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 52. Spermatocyte I. Ordnung in der Wachstumsperiode. Kondensation des Chromatins. HERM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 53—58. Spermatocyte I. Ordnung. Ausbildung der Chromosomen und Prophase zur ersten Reifungsteilung. Duplizität der Chromosomen. FLEM. Gem. Eisenhäm.

Fig. 59—60. Spermatocyte I. Ordnung. Prophase der ersten Reifungsteilung. HERM. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 61. Spermatocyte I. Ordnung. Prophase der ersten Reifungsteilung unmittelbar vor der Bildung der Spindel. Subl. Eisess. Eisenhäm.

Fig. 62. Durch das Mikrotommesser angerissene Spermatocyte I. Ordnung. Stadium der Metaphase. Flem. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 63. Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung. Polansicht. Flem. Gem. Eisenhäm.

Fig. 64—66. Erste Reifungsteilung. Herm. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 67—71. Erste Reifungsteilung. Flem. Gem. Eisenhäm.

Fig. 72. Anaphase der ersten Reifungsteilung. Das Heterochromosoma zeigt eine leichte Längsspalte. Subl. Eises. Eisenhäm.

Fig. 73 74. Anaphase der ersten Reifungsteilung. Herm. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 75—76. Spermatocyten II. Ordnung. Übergang zum Ruhestadium. Herm. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 77. Spermatocyten II. Ordnung. Ruhestadium vor der zweiten Reifungsteilung. Flem. Gem. Eisenhäm.

Fig. 78. Kleine degenerierende Spermatocyte II. Ordnung. Herm. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 79. Große Spermatocyte II. Ordnung. Prophase der zweiten Reifnngsteilnng. Subl. Eises. Eisenhäm.

Fig. 80. Große Spermatocyte II. Ordnnng. Zweite Reifungsteilung. Flem. Gem. Safr. Lichtgr.

Fig. 81. Große Spermatocyte II. Ordnung. Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung. Polansicht. Flem. Gem. Eisenhäm.

Fig. 82—83. Große Spermatocyten II. Ordnnng. Anaphase der zweiten Reifungsteilung. Subl. Eises. Eisenhäm.

Fig. 84—85. Große Spermatocyten II. Ordnung. Ende der Anaphase. Subl. Eises. Eisenhäm.

Fig. 86. Spermatide. Kern im Ruhestadium. *Nk.* Nebenkern. Flem. Gem. Eisenhäm.

Fig. 87—88. Umwandlung der Spermatiden in Spermien. Subl. Eises. Eisenhäm.

Fig. 89. Umwandlung der Spermatide ins Spermium. Flem. Gem. Eisenhäm.

Fig. 90. Umwandlung der Spermatide ins Spermium. Subl. Eisenhäm.

Fig. 91. Kleine Spermatocyte II. Ordnung. Prophase zur zweiten Reifungsteilung. Herm. Gem. Safr. Lichtgr.

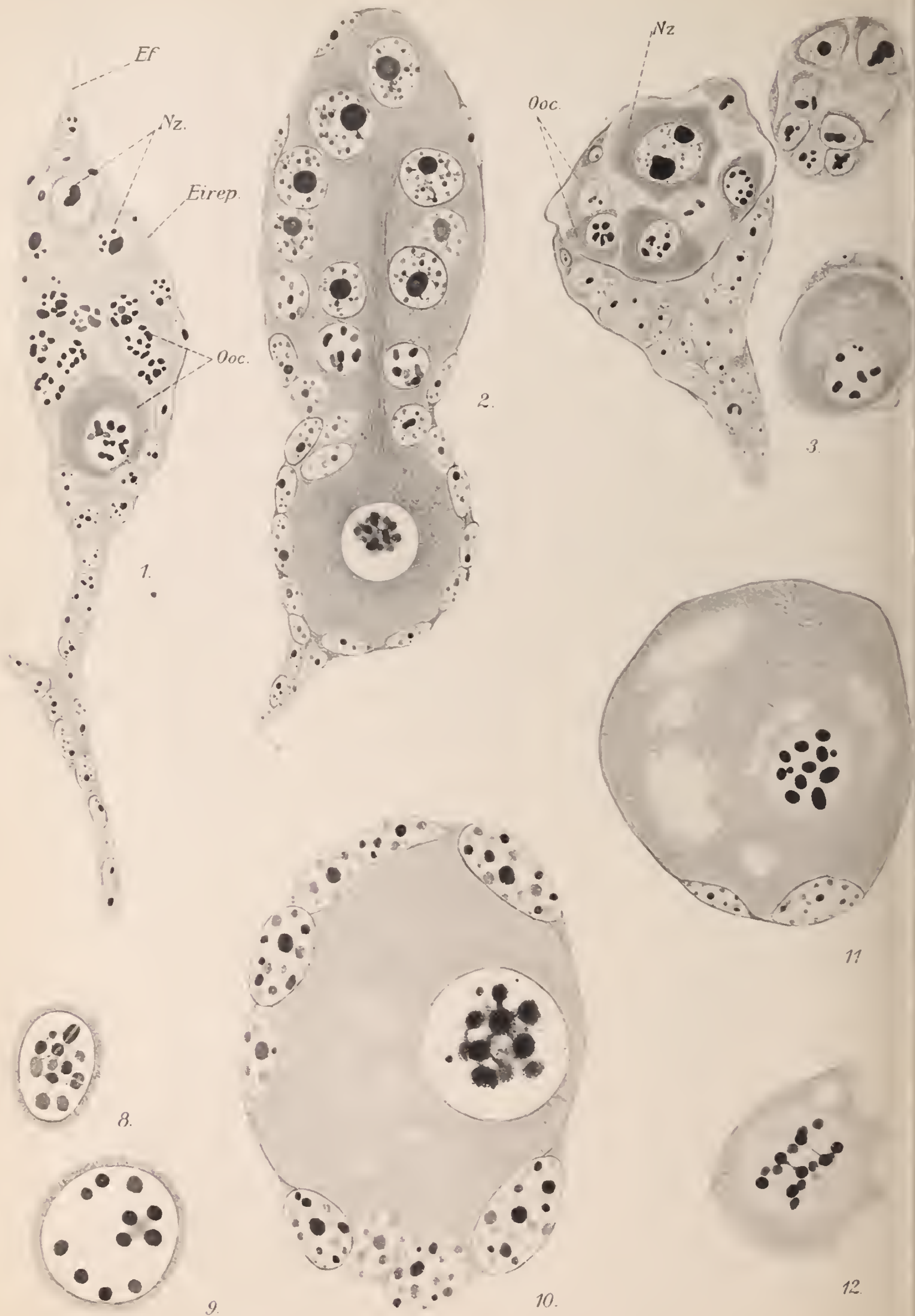
Fig. 92. Kleine Spermatocyte II. Ordnung. Prophase zur zweiten Reifungsteilung. Flem. Gem. Eisenhäm.

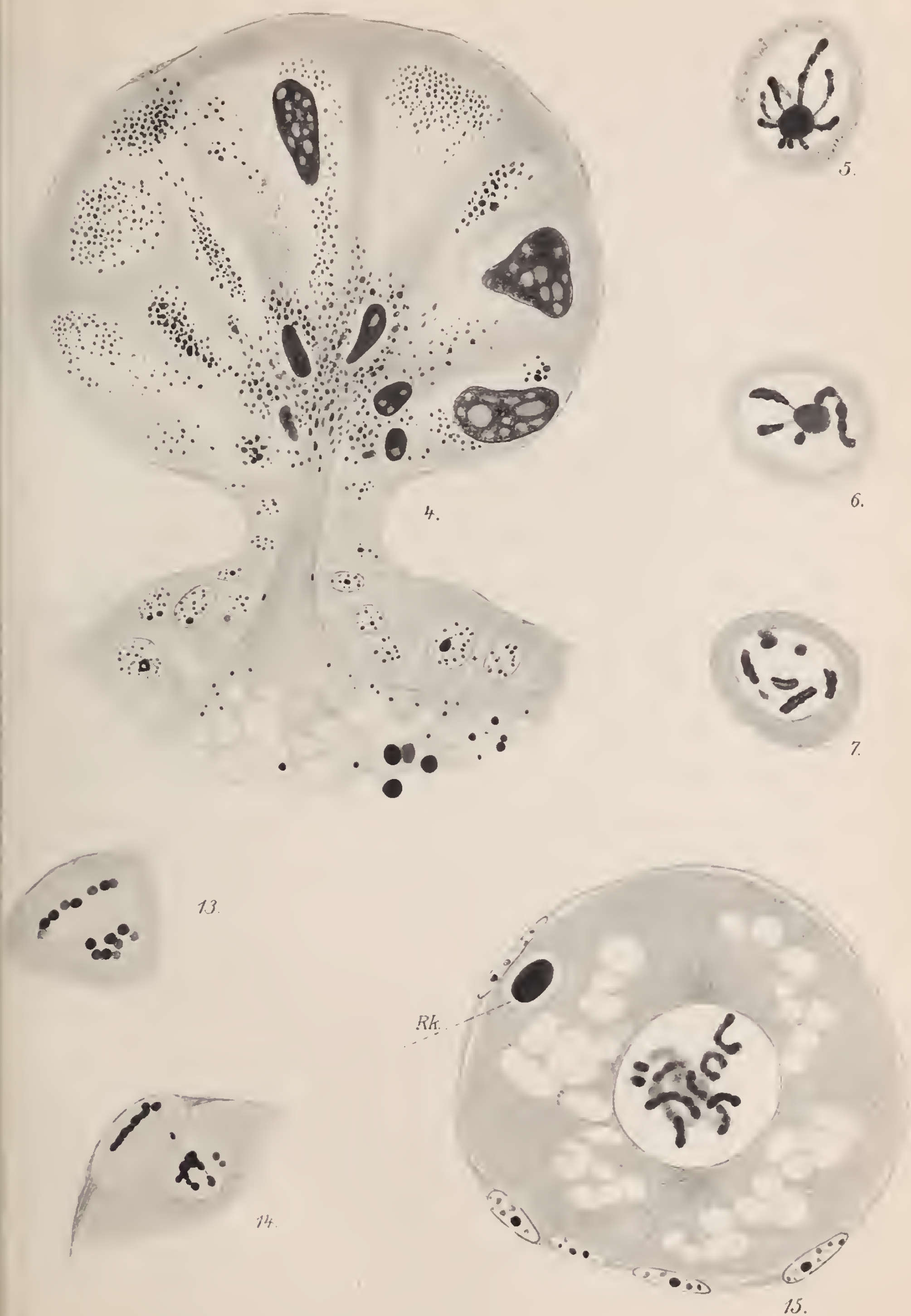
Fig. 93. Spermatogonium. Äquatorialplatte der Teilung. Polansicht. Essig-Karmin (Totalpräparat).

Fig. 94. Somatische Zelle des männlichen Embryo. Äquatorialplatte. Polansicht. Herm. Gem. Safr. Lichtgr.

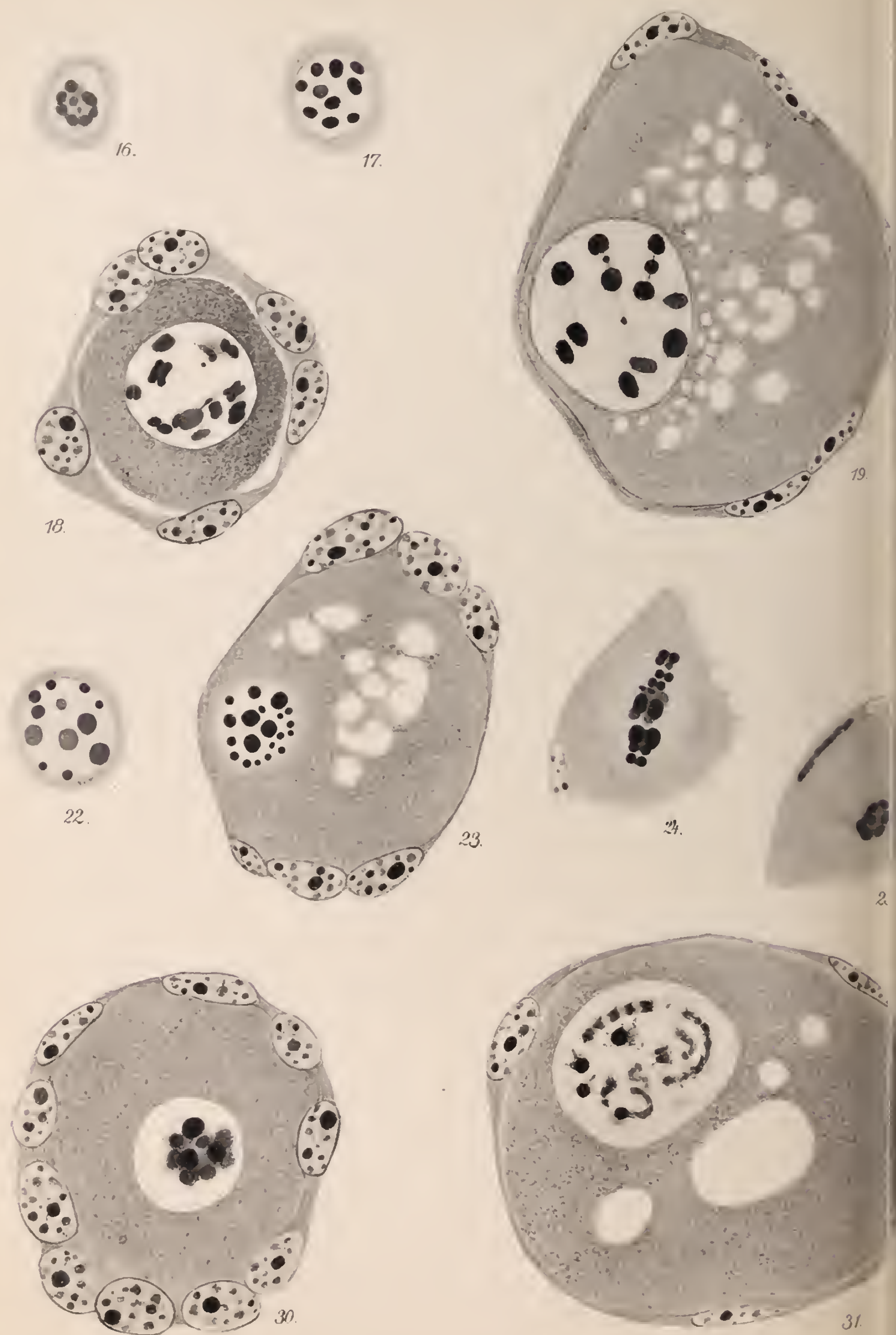
Berichtigungen.

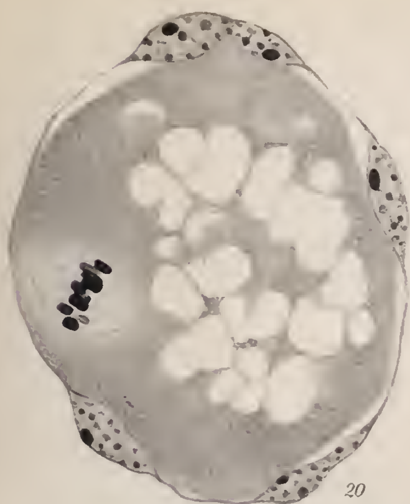
In der Abhandlung RAUTMANN (Bd. III) muß es auf S. 45 (Dissertation S. 7) Zeile 21 heißen: Statt Kernhypertrophie: Kernhypotrophie. Auf S. 74 (Dissertation S. 36) Zeile 11: Statt 18°: 15°.


Ef
Nz.
Eirep.
Ooc.
1.
2.
Nz
Ooc.
3.
11
8.
9.
10.
12.

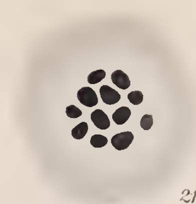


Leipzig.
Lichtdruck v. C. G. Röder, G.m.b.H. Leipzig.


16.
17.
18.
19.
22.
23.
24.
2.
30.
31.



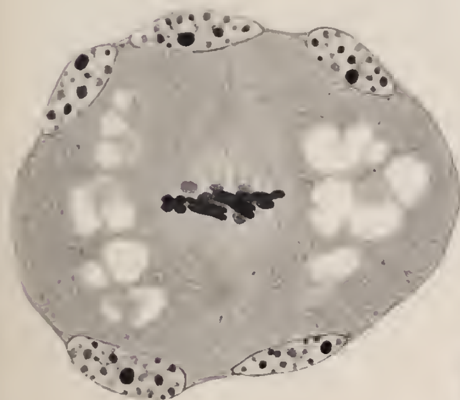
20



21



27



26.



28



29



32.



33

…, Leipzig.

Lichtdruck v. C. G. Röder, G. m. b. H., Leipzig

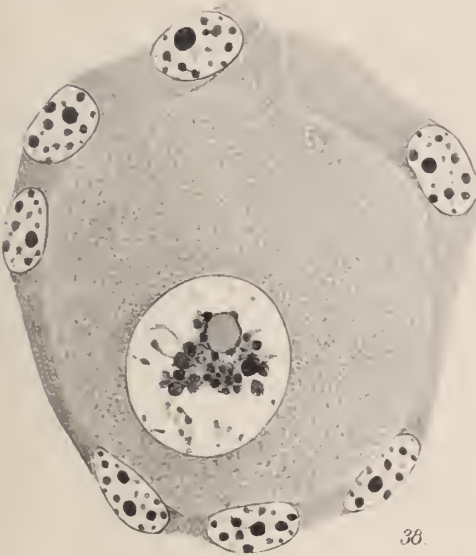

34.


35.


36.



37


38.


39


40.

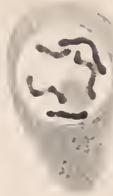

41.

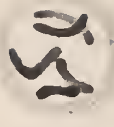

42.

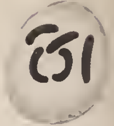


43.


44.


45.

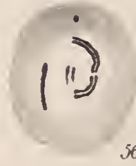

46.

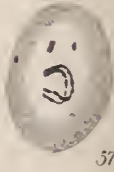

47.

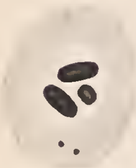

53.


54.

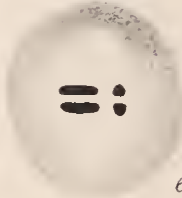

55.


56.


57.


63.


64.


65.

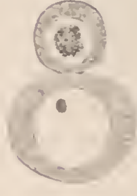

66.

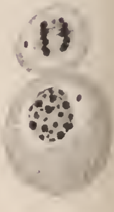

67.

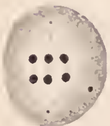

73.


74.


75.


76.


77.


82.


84.


85.



86.


87.

Verlag v. Wilhelm Eng

48. 49. 50 51. 52.

58 59 60. 61. 62

68. 69. 70. 71. 72

78 79. 80. 81. 83.

89. 90. 91. 92. 93. 94.

...eipzig. Lichtdruck v. C. G. Röder G. m. b. H. Leipzig

Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion.

Von

P. Buchner.

(Aus dem Zoologischen Institut München.)

Mit 5 Textfiguren und Tafel XVI—XXI.

Inhalt.

Einleitung.

Die letzten Jahre haben auf dem Gebiete der Spermatogenese und Ovogenese eine Reihe neuer Erscheinungen zutage gefördert, die interessante theoretische Erklärungsversuche im Gefolge hatten. Durch sie ist frisches Leben in die Untersuchung der Reifungsvorgänge gekommen, die bei vielen Forschern wegen der kleinlichen Haarspaltereien früherer Jahre etwas in Mißkredit geraten war, und heute steht dieses Gebiet mehr denn je unter denen, die unsre allgemeinsten Vorstellungen über die Zelle in erster Linie bestimmen müssen.

Man denke an die Theorie der Konjugation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen, an die Frage nach den verschiedenen Heterochromosomen und ihrer geschlechtsbestimmenden Funktion, an die Ideen, zu denen die Anwendung der Kernplasmarelationstheorie R. Hertwigs auf die Reifungserscheinungen Anlaß gegeben hat, und man entrollt eine Fülle der Probleme. — Die vorliegende Untersuchung ging von dem Wunsch aus, die morphologischen Grundlagen dieser Theorien und damit den Grad ihrer Berechtigung aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Insbesondere aber war es das rätselhafte accessorische Chromosom, das in den Kreis der Betrachtungen gezogen werden sollte. Als günstige Objekte boten sich hierzu eine Reihe von Orthopteren, unter denen in erster Linie *Oedipoda* gewählt wurde. Teils günstiger in bezug auf die Größe der Elemente, teils ungünstiger waren die daneben untersuchten *Pezotettix pedestris*, *Psophus stridulus*, *Decticus verrucosus*, *Locusta viridissima*, *Acridium aegyptium*. Hin und wieder wurden außer diesen auch *Gryllus campestris* und *Gryllotalpa vulgaris* herangezogen. Obwohl, wie gesagt, die Oedipodiden ein treffliches Material zum Studium der Samenentwicklung abgaben, bot sich betreffs des accessorischen Chromosoms im allgemeinen doch nur das schon bekannte Schema, allerdings mit den interessanten Modifikationen, die bisher nur für *Blatta* bekannt waren.

Um so angenehmer war ich überrascht, in der Ovogenese von *Gryllus campestris* einen Körper zu finden, der einem accessorischen Chromosom analog ist und die bisherigen diesbezüglichen Anschauungen in beträchtlichem Maße zu modifizieren zwingt.

Auf solche Weise erklärt sich die vorliegende enge Aneinanderreihung der Spermatogenese der Oedipodiden und der Ovogenese einer Gryllide.

Bevor ich jedoch zum speziellen Teil der ersteren übergehe, obliegt es mir, eine angenehme Dankesschuld abzutragen gegenüber meinen beiden Lehrern, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Rich. Hertwig und Herrn Privatdozent Dr. R. Goldschmidt, denen ich in gleichem Maße reiche theoretische wie praktische Anregungen verdanke, die dieser Arbeit zugute kamen. Zu besonderem Dank bin ich Herrn Dr. R. Goldschmidt verpflichtet durch den Hinweis auf die interessante Frage nach dem accessorischen Chromosom und die stete freundliche Unterstützung mit der nötigen Literatur.

Spezieller Teil.

I. Die Spermatogenese von Oedipoda.

1. Material und Methoden.

Über die Gewinnung und Konservierung des Materials ist wenig zu sagen. Die Tiere wurden während der Monate August und September, also während des Höhepunktes ihrer Brunstzeit an sonnigen Hängen um Darmstadt und Nürnberg in Menge gefangen. Die Präparation des ansehnlichen unpaaren Hodens ist eine so einfache, daß die Organe unmittelbar aus dem Leben in die verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten gebracht werden konnten. Als solche wurden mit gutem Erfolg Carnoy und Zenker, — letzteres wurde auf etwa 60° erwärmt — angewendet. Daneben wurde starkes Flemmingsches Gemisch und konz. Sublimatlösung benutzt, was jedoch beides weniger gute Resultate lieferte. Die Weiterbehandlung war die übliche, nach Zenker ein 24stündiges Wässern mit darauf folgender Jodbehandlung. Als Färbungen für die in Schnitte von 5 μ und 7,5 μ Dicke zerlegten Organe reichten Eisenhämatoxylin, Delafieldsches Hämatoxylin, Boraxkarmin als Kontrollfärbung mit darauf folgender Bleu de Lyon-Färbung völlig aus. Mit Vorteil wurde ferner die Obstsche Nucleolenfärbung verwendet, die ich hier empfehlen möchte; eine Boraxkarminfärbung mit darauf folgender Methylgrüntinktion. Es bot sich darin ein Mittel, auf gewissen Stadien das accessorische Chromosom distinkt zu färben. Während die gewöhnlichen Chromatinfäden rot bleiben, erhält dieses und dichte chromatische Nucleolen beim richtigen Grad der Differenzierung einen blauvioletten Ton. Echte Nucleolen dagegen weisen eine blaßrote Färbung auf.

Der Hoden besteht aus einer Reihe dicker Schläuche, die parallel verlaufend einander dicht anliegen. Das stumpfe hintere Ende nehmen

bei meinem Material nur noch wenig Spermatogonien ein; die Zonen des Wachstums und der Reifeteilungen sind dagegen von einer völlig ausreichenden Ausdehnung. Den übrigen größten Teil nehmen Spermatiden und vor allem Spermatozoen, vermischt mit großen Mengen plasmatischer und chromatischer Abfallsprodukte ein; letztere finden sich natürlich auch in dem Ausführungsgang, der die Enden der Hodenschläuche sammelt. Die klare, zonenweise Anordnung, die sich auf alle Details der Entwicklung erstreckt, erleichtert bei günstigen Längsschnitten die genaue Seriierung der Stadien selbstverständlich sehr.

2. Vermehrungsperiode (Spermatogonien).

So notwendig ein eingehenderes Studium dieser meist recht kurz abgetanen Periode auch erscheint, konnte dies an dem mir vorliegenden Material doch nicht in dem notwendigen Umfange geschehen. Wie schon erwähnt, fanden sich nur in den allerletzten Enden der Schläuche in recht geringer Anzahl Spermatogonien. Dazu kam noch, daß diese häufig mit degenerativen Elementen durchsetzt waren. Aus solchen Gründen gelang es nicht, die Zahl der Vermehrungsteilungen festzustellen und ein eingehenderes Bild von den chromatischen Veränderungen im Laufe der einzelnen Teilungen zu bekommen.

Die von ihrer letzten Teilung am weitesten entfernten Spermatogonien, die zu finden waren, sind beträchtlich große Elemente, die immer nur in geringer Anzahl beieinanderliegend von einem Kranz von Follikelzellen umgeben werden. Die chromatische Substanz erfüllt den unregelmäßig ovalen, oft an einer Stelle etwas eingedrückten Kern in Form von feinen Granulis, die einem achromatischen Reticulum eingelagert sind. Geringe Spuren von Mitochondrien und hin und wieder ein runder Spindelrestkörper, der begierig Eosin oder Bleu de Lyon annimmt, sind die wenigen Charakteristika des Plasmas, in dessen Struktur ich durchweg den Ausdruck eines wabigen Aufbaues erkenne. Eine Besonderheit der Kerne sind noch die chromatischen Nucleolen, die sich z. B. in Fig. 1 gegenüberliegen.

Vielleicht der nächsten Generation mögen die beiden Zellen der Fig. 2 angehören; ihre geringere Größe läßt dies vor allem wahrscheinlich erscheinen. Auch sie besitzen den oben erwähnten Nucleolus, aber das übrige Chromatin ist noch nicht zu völliger Ruhe zurückgekehrt. Es weist in der Anordnung seines zur gemeinsamen Zellgrenze senkrecht ziehenden körnigen Balkenwerkes noch auf die Lagerung der Tochterchromosomen zurück. Über die hierzu gehörige

Äquatorialplatte gibt uns Fig. 3 Aufschluß. Um einen freien Hof sind die Chromosomen kreisförmig angeordnet. Auf den ersten Blick fallen vor allem die bedeutenden Größenunterschiede derselben auf, eine Erscheinung, die bekanntlich für viele Orthopteren typisch ist. Zu weitgehenden theoretischen Erörterungen hat in letzter Zeit die Angabe amerikanischer Forscher (SUTTON, WILSON) geführt, daß in solchen Äquatorialplatten je zwei Chromosomen die gleiche Größe besitzen. Es sei deshalb bereits hier betont, daß bei den mannigfachen mir vorliegenden Objekten eine Einordnung in zwei solche homologe Sortimente nicht gelang, vorausgesetzt, daß der Willkür nicht allzuweite Schranken gesteckt werden; dazu kommt allerdings, daß in den Äquatorialplatten der Oedipodiden immer einige Chromosomen von andern teilweise überdeckt werden und so eine genaue Zeichnung ihrer Kontur recht erschweren. Mit Sicherheit läßt sich nur die Zahl angeben, die 23 beträgt. Nur sie ist in zwei verschiedenen Mitosen konstant, während man, was Größenverhältnisse der Chromosomen betrifft, bei aufmerksamem Vergleich zweier Äquatorialplatten stets nicht unbedeutende Differenzen konstatieren kann. Man vergleiche beispielsweise die kleineren Chromosomen in der eben besprochenen Zelle (Fig. 3) mit den entsprechenden der Fig. 10, die einer späteren Spermatogonienteilung angehört und deshalb kleiner ist!

In der ungeraden Zahl 23 haben wir den ersten sicheren Hinweis auf das Vorhandensein eines accessorischen Chromosoms zu sehen; es ist aus verschiedenen Gründen allerdings wahrscheinlich, daß wir demselben bereits in dem Chromatinnucleolus der ruhenden Spermatogonien begegnet sind, insbesondere läßt die in der Regel symmetrische Lage des Körpers in je zwei Tochterzellen auf eine stattgehabte Teilung beider schließen, beweisen läßt sich dies jedoch kaum. Auch in den Äquatorialplatten können wir nicht sagen, welches Chromosom das accessorische ist, wir sind nur in der Lage, den Reifeteilungen zufolge festzustellen, daß es von einem der größten Chromosomen repräsentiert wird.

In der frühen Telophase dieser Mitosen setzt eine Erscheinung ein, der wir noch unsre Aufmerksamkeit schenken müssen. Wenn die Chromosomen an die Pole gerückt sind, spannt sich ein Faserbündel zwischen den beiden zukünftigen Tochterkernen aus, das in der Mitte von der Zellplatte durchsetzt wird. Das Plasma ist verhältnismäßig reich an Mitochondrien (Fig. 6). An den im Schnitt günstig getroffenen Tochterchromosomen können wir um die frei

nach der Zellplatte schauenden Chromosomen schmale weiße Höfe konstatieren; mit der fortschreitenden Auflockerung der Chromosomen werden diese Höfe deutlicher. In den von der Seite und von oben gesehenen Telophasen der Fig. 4 und 5 sind dieselben bereits mehr von einander getrennt, erscheinen je in einem isolierenden Flüssigkeitsbläschen liegend. Dabei ist es natürlich, daß, wo die Bläschenwände sich drängen, sie nur schwer zu beobachten sind. Günstige Anschnitte (Fig. 7) stellen daher die Erscheinung am einwandfreiesten dar. Typisch sind ferner schräg geschnittene Zellen, die einen morulaartigen Haufen von Chromosomen und Chromosomenstücken mit ihren Teilbläschen enthalten.

Eine genaue Feststellung, wie lange diese Isolierung der Chromosomen zwischen zwei Vermehrungsteilungen aufrechterhalten bleibt, gelang nicht, es scheint mir jedoch, daß sie desto deutlicher ausgeprägt wird, je weiter das Spermatogonium von der Spermatocyte entfernt ist.

Es ist nicht das erstemal, daß diese eigentümliche Erscheinung beschrieben wird. In Spermatogonien gibt sie Bütschli einmal für *Blatta* an, Sutton schildert sie ausführlich im Hoden von *Brachystola magna* (1902), bei ihm sind Zeichnungen und Photogramme zu finden, die mit meinen Bildern völlig übereinstimmen. Für ein drittes Orthopteron ist Otte (1907) der Gewährsmann. Er findet bei *Locusta* eine völlige Aufrechterhaltung der Chromosomentrennung von einer Spermatogonienteilung zur andern; allerdings zeichnet er keine scharf konturierten Bläschen, wie Sutton und ich sie fanden, aber durchweg helle Höfe um die Chromosomen, innerhalb derer sie körnig zerfallen und wieder verdichtet werden. Da mir die Erscheinung auch bei einigen andern Orthopteren begegnet ist, scheint sie demnach in dieser Gruppe nicht selten vorzukommen.

Da Sutton und Otte aus diesen Tatsachen die naheliegenden Schlüsse für die Rabl-Boverische Individualitätslehre ziehen, scheint eine eingehendere Analyse dieser Vorgänge geboten.

Bei genauerem Zusehen bieten sich zunächst eine ganze Reihe analoger Erscheinungen. Wenn wir von den Fällen absehen, die schon Bütschli (1876) für *Nephelis*, *Limnaeus*, *Succinea* u. a. beschreibt, ist alles hierher zu rechnen, was man seit Böhms Untersuchungen am *Petromyzon*-Ei (1888) mit Karyomeriten bezeichnet. Es sei beispielsweise auf Nekrassoffs Schilderung der Vorgänge im Ei von *Cymbulia Peronii* (1903) hingewiesen, wo jedes Chromosom unregelmäßige Form annimmt, ein Flüssigkeitsbläschen ausscheidet,

in diesem sich allmählich auflöst und einen regelrechten kleinen Kern mit eigner Membran bildet, aus dem durch späteres Zusammenfließen mit den übrigen Teilkernen der Eikern wird. In gleicher Weise schildert GOLDSCHMIDT bei *Polystomum* (1902) und *Zoogonus* (1905) den Zerfall in Teilkerne beim Eikern, Spermakern und Furchungskern; im ersteren Fall stellt das spätere Chromosom zwei oder mehr Nucleolen im Kernfragment dar, im zweiten handelt es sich um reticulär aufgelöstes Chromatin. GOLDSCHMIDT (1902) sieht in der mit der Karyomeritenbildung zweifellos Hand in Hand gehenden Vergrößerung der Kernoberfläche und der dadurch bedingten Steigerung der Stoffwechselvorgänge den Zweck der Erscheinung. Unbeschadet dieser Ansicht kann jedoch die andre Möglichkeit einer phylogenetischen Deutung daneben bestehenbleiben, wie sie HÄCKER (1900) auf Grund seiner Ätherexperimente an *Cyclops*-Embryonen erschließt. Er glaubt, daß man aus der Fähigkeit jedes Chromosoms, einen Teilkern zu bilden, schlußfolgern kann, daß der Kern, zunächst der Furchungskern des Metazoeneies, ursprünglich ein Kompositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Kernbläschen dargestellt habe. Zu ungefähr der gleichen Ansicht sind SPULER (1900) und MONTGOMERY (1905) geführt worden. Bei letzterem ist auch ein, wenn auch nicht vollständiges, so doch sehr umfangreiches diesbezügliches Literaturverzeichnis zu finden. Nach der gleichen Richtung weisen moderne Befunde an Protozoen.

Man hat aus diesen Verhältnissen in den Spermatogonien der Orthopteren, wie erwähnt, den Rückschluß auf die Phylogenie des Metazoenkerns gemacht. Kann nun daneben noch eine Inanspruchnahme der Vorgänge für die Individualitätslehre bestehen? Ich glaube nicht, denn die moderne Protozoenforschung bringt uns Fälle, in denen nicht nur jedes Chromosom, wie bei *Oroscena*, sondern jeder unorganisierte Chromidialbrocken einen Kern zu bilden vermag. In ganz ähnlicher Weise, wie beispielsweise oben NEKRASSOFF beschreibt BOTT (1906) das Entstehen von bläschenförmigen Kernen aus Chromidien von *Pelomyxa*. Hier haben wir prinzipiell den gleichen Vorgang, aber niemand würde daraus auf eine Individualität einzelner Chromidialbezirke schließen wollen. Ebensowenig glaube ich, daß OTTE und SUTTON in den bewußten Fällen recht gehen, wenn sie darin Stützen der Individualitätslehre sehen; ich halte es für richtiger, darin lediglich den Ausdruck der Fähigkeit des Chromatins und damit auch des Chromosoms zu sehen, Teilkerne bzw. Kerne zu bilden.

Daß häufig Spermatogonien degenerieren, haben wir schon erwähnt. Die Degeneration hat stets den Charakter der pyknotischen. Verklumpung des Chromatins und Zerfall in einzelne Brocken ist häufig zu beobachten. Dabei wird das Plasma entweder homogen (Fig. 15), oder es wird besonders stark vacuolisiert. Dann liegen in den Knotenpunkten des Maschenwerkes zahlreiche chromatische Körnchen (Fig. 16, 17).

Wir haben gesehen, daß das accessorische Chromosom bei *Oedipoda* während der Ruhestadien des Kerns nicht zu identifizieren war. Wir wollen im folgenden, um das Bild zu vervollständigen, noch einige Stadien aus der Spermatogenese von *Decticus verrucosus* heranziehen. Hier können wir das accessorische Chromosom in den Spermatogonien schon frühzeitig erkennen. Zugleich tritt uns hier in verstärktem Maße die Autonomie der Chromosome gegenüber dem Kern entgegen. Während ich bei *Oedipoda* keinen Zerfall der Chromosomen innerhalb ihrer Bläschen fand, sind bei *Decticus* Bilder, wie Fig. 83, die Regel. Dichte Körnerhaufen werden durch plasmatische Streifen voneinander getrennt und scheinen tatsächlich, wie dies Otte angibt, sich bis zur nächsten Mitose nicht zu vermengen. Nur ein einziges Chromosom, das größte im Schnitt, ist nicht zerfallen; lediglich in der rauhen Oberfläche ist eine Andeutung daran zu finden, daß die Zelle sich in einem Stadium funktioneller Tätigkeit befindet — das beträchtlich große accessorische Chromosom des Tieres. Die hierzu gehörige Äquatorialplatte gibt Fig. 82. Das Heterochromosom ist als das größte mit ziemlicher Sicherheit zu bestimmen. Es liegt zusammen mit den übrigen größeren Chromosomen wie ein Kranz um ein centrales Feld, das von sehr kleinen drehrunden Chromosomen eingenommen wird; man zählt leicht 16 kleine runde und 15 größere, also 30 normale und 1 Heterochromosom. Die eigentümliche Anordnung der Größe nach ist für viele Orthopteren charakteristisch, Otte hat sie z. B. in ähnlicher Weise für sein nahverwandtes Objekt angegeben. Die Erklärung der Lagerung als der in bezug auf Raumverteilung am ökonomischsten liegt auf der Hand. Von einer paarweisen Seriierung der Elemente möchte ich aber auch hier absehen, obwohl die Zahlen 16 + 14 im ersten Augenblick etwas nach dieser Hinsicht Bestechendes haben.

Die Spermatogonien dieses Tieres führen uns noch eine weitere wichtige Tatsache besonders klar vor. Vergleichen wir das Spermatogonium Fig. 83 mit der ganz jungen Spermatocyte Fig. 84, so fällt der beträchtliche Größenunterschied der beiden Zellen auf. Die da-

zwischenliegenden Zonen lehren, daß diese Verkleinerung ganz allmählich im Laufe der einzelnen Vermehrungsteilungen vor sich geht. Das gleiche finden wir bei *Oedipoda* wieder, wenn wir Fig. 1 neben Fig. 12 stellen, die eine Spermatocyte vor dem Einsetzen der Wachstumsperiode darstellt, oder die Fig. 6 neben Fig. 11. Das Studium der Literatur lehrt, daß wir es hier mit einem fast ausnahmslosen Vorkommnis zu tun haben, wenn auch die Autoren oft nicht darauf geachtet haben und lediglich ihre Bilder dafür sprechen. Wir dürften nicht fehlgehen, wenn wir mit R. Hertwig diese Verkleinerung auf die Schnelligkeit der Vermehrungsteilungen zurückführen. Die Zelle findet nicht die Zeit, ihren Plasmaleib durch ein anhaltenderes funktionelles Stadium zu vergrößern. Als eine Folge gewissermaßen überhasteter Teilungen möchte ich auch die häufige unvollkommene Kernbildung angesehen wissen, der wir begegnet sind. Auch sie hat sicherlich eine Herabsetzung der funktionellen Beziehungen zwischen Kern und Plasma zur Folge, die das Wachstum bestimmen. Theoretische Erörterungen werden uns später wieder auf diese Dinge zurückbringen.

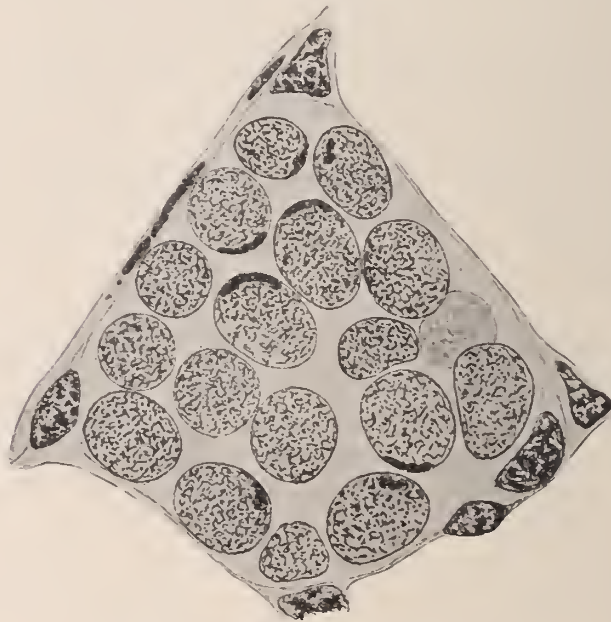
3. Die Spermatocyte bis zum Beginn der Auflösung des Bukettstadiums.

Auf die Periode der Vermehrungsteilungen und der Verkleinerung der Zelle folgt die des Wachstums und der Reifeteilungen. Wir wollen die Erscheinungen, die sich während dieser Wachstumsperiode abspielen, zunächst nur, soweit sie die normalen Chromosomen betreffen, im Zusammenhang schildern und dann erst die gleichzeitig verlaufenden Schicksale des accessorischen Chromosoms behandeln. Den Ausgangspunkt bietet die Zelle, die eben aus der letzten Spermatogonienteilung hervorging. Wir haben gefunden, daß sie beträchtlich kleiner wurde, als es die Zellen waren, von denen sie abstammt. Aber wir haben uns nicht gefragt, ob diese Verkleinerung eine für Kern und Plasma proportionale war oder nicht. Es ist dies eine für spätere theoretische Auseinandersetzungen wichtige Frage. Die scheinbar exakteste Methode, sie zu beantworten, die vergleichende Messung, scheint mir bei polygonalen Zellen zu einer recht unexakten zu werden. Ich halte sie an einem Objekt wie dem meinen für unausführbar. Wir sind also auf das schätzungsweise Vergleichen angewiesen. Soweit sich hierbei etwas konstatieren läßt, sind die Zellen durch die Vermehrungsteilungen mehr auf Kosten des Plasmas als auf die des Kerns verkleinert worden. Die Textfig. 1 gibt einen Follikel ganz junger Spermatocyten vor dem Einsetzen des Wachstums wieder.

Es scheinen hier tatsächlich die Kernvolumina ein unverhältnismäßiges Übergewicht über den dazu gehörigen Plasmateil zu besitzen. Dazu kommt, daß Fälle in der Literatur existieren, die die gleiche Tatsache im Extrem zeigen, z. B. F. Vejdovsky für Ovocyten von *Enchytraeus* (1908).

Die Kerne dieser Zellen sind oval. Anfangs ist die Lage und Form der Chromosomen in ihnen noch deutlich von der Telophase

Textfig. 1.



Follikel mit sehr jungen Spermatocyten von *Oedipoda*.

der letzten Spermatogonienteilung her zu beobachten. Jedes Chromosom hat eine körnige Konstitution bekommen; es zerfällt allmählich in Chromiolen, und zwar offenbart sich hier, daß diese in den Tochterchromosomen nicht bloß in zwei Längsreihen enthalten sind, wie dies — meines Wissens als der einzige — Montgomery (1906) für *Peripatus* angibt, sondern daß der Querschnitt eines Chromosoms eine viel größere Anzahl derselben aufweist. Diese Chromiolen wandern allmählich immer weiter auseinander in das sich bildende achromatische Gerüst und ordnen sich darin zu fädigen Gebilden um. Gleichzeitig kommt es zu einer Flüssigkeitsaufnahme des Kerns, die erst

diese Möglichkeit des Aufquellens der Chromosomen mit sich zu bringen scheint. Der Kern wird immer gleichmäßiger von dem Fadenwerk durchzogen, teilweise Verdichtungen, die immer noch auf die Chromosomen zurückgewiesen haben, verschwinden vollends: Der nun runde Kern ist von einem dichten Knäuel erfüllt (Fig. 13, 14, 18).

Es ist schwer, hier mit Sicherheit die Antwort auf die alte Frage zu geben, ob nun ein kontinuierliches Spirem vorliege oder ein Knäuel einzelner individualisierter Fäden oder gar ein Netzwerk. Letzteres scheint mir mit Sicherheit hier nicht der Fall zu sein (vgl. hierzu die Ovocyten von *Gryllus*, bei denen ich ein solches Netzwerk fand), das Wahrscheinlichste dünkt mich, daß einzelne Segmente, die je einem Chromosom entsprechen, zusammengeknäuelt sind. Im gleichen Sinne sprechen sich Otte (1907) für *Locusta*, Montgomery (1905) für *Syrbula* aus.

War der Aufbau dieses Stadiums bisher ein durchweg einheitlicher, so machen sich nun bald orientierende Kräfte bemerkbar. Von kaum wiederzugebenden Andeutungen einer Polarität führt eine ununterbrochene Kette von Stadien zu dem sogenannten Bukettstadium über. Während anfangs besonders die dem Pol abgewandte Gegend des Kerns ein wirres Durcheinander von feinen Fäden bot, kommt schließlich auch in diesen Teil Ordnung, und es kommt zu Bildern, wie Fig. 19 sie wiedergeben: zarte Fäden sitzen mit einem Ende an der Kernmembran, ziehen von da in den Kernraum und biegen mehr oder minder weit von der Anheftungsstelle entfernt wieder um, um sich mit dem andern Ende an derselben Stelle festzusetzen. Dabei scheint, von der Seite betrachtet, meist eine ganze Kugelhaube mit Schleifenenden besetzt zu sein, günstige Bilder auf diese Gegend von oben lehren jedoch, daß die Schleifen genau in einem Punkt der Membran zusammenlaufen (Fig. 36). Ob die ersteren Bilder nur durch etwas schräge Schnittführung entstehen, oder ob mit der Zeit eine Veränderung in der Stellung der Enden vor sich geht, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden. Doch kann ich die Ansicht nicht unterdrücken, daß das letztere der Fall ist, wenngleich die Literatur etwas Derartiges nicht kennt.

Die einzelnen Schleifen lassen durchweg eine achromatische Grundsubstanz erkennen, in die hintereinander die einzelnen Chromiolen, in die das Chromosom zerfiel, eingelagert sind (Leptotaenstadium). Auffallend ist, daß das festsitzende Ende der Schleifen in der Regel ein dickeres, bedeutend größeres Chromatinkörperchen besitzt.

Das Plasma ist unterdessen auch gewachsen. Die bisher recht spärlichen Mitochondrien vermehren sich gleichzeitig mit dem Bukettstadium beträchtlich. Größere unregelmäßige Schollen liegen neben feiner zerstäubten Körnchen, besonders dort, wo auch die größte Plasmaansammlung der Zelle ist, am Pol des Kerns. Da ich der später noch zu stützenden Ansicht bin, daß wir in den Mitochondrien aus dem Kern stammendes Chromatin zu sehen haben, so glaube ich, daß die oben erwähnten Endknöpfchen der Schleifen als der Ausdruck eines allmählichen »Ausschwitzens« des Chromatins infolge besonderer osmotischer Druckverhältnisse und vielleicht einer lokalen besonderen Permeabilität der Membran zu erklären sind (Fig. 19).

An eine genaue Zählung der Schleifen ist nicht zu denken, doch steht es für mich fest, daß bei weitem nicht die doppelte Zahl der Chromosomen, also 44, auf einem Querschnitt vorhanden ist. Ungefähr läßt sich die Zahl der zum Pol führenden Fäden viel eher auf 22 schätzen. Dies stimmt auch damit überein, daß wir in der nun folgenden doppelten Seriierung der Chromiolen einen Ausdruck der Längsspaltung des Fadens erblicken und nicht einer Verschmelzung zweier Fäden, die die Zahl der Schleifen auf die Hälfte reduzieren müßte.

Dieser Vorgang wird eingeleitet durch eine etwas stärkere Kontraktion der Schleifen. Die Chromiolen werden dadurch umfangreicher, und erst wenn sie eine bestimmte Größe erreicht haben, scheinen sie die Fähigkeit, sich in der Mitte einzuschnüren und durchzuteilen, zu bekommen. Stellen, an denen deutlich jedes Chromiol ein entsprechendes gegenüberliegendes besitzt, sind daher anfangs noch nicht allzu häufig (Fig. 36) — Diplotaenstadium.

Bei allen Orthopteren, die bisher in bezug auf ihre Spermatogenese untersucht worden waren, wurde eine solche Längsspaltung der Fäden beschrieben, wie wir sie hier für *Oedipoda* geschildert und für *Psophus, Gryllus, Decticus, Pezotettix, Acridium* gefunden haben.

Eine Ausnahme hiervon macht in der Literatur *Locusta viridissima.* Für sie gibt Otte (1907) eine Schilderung von der parallelen Konjugation je zweier Fäden, und unabhängig von ihm machen A. und K. E. Schreiner (1908) die kurze Bemerkung, daß sie bei dem gleichen Objekt eine Längskonjugation gefunden haben. Diese Angaben ließen eine Nachprüfung des Objekts nötig erscheinen. Hierbei stellte sich heraus, daß Otte vor allem dadurch zur Annahme eines parallelen Zusammenlegens der Fäden gekommen ist, daß er

das Vorhandensein eines regelrechten Bukettstadiums völlig übersah. Die Bilder, die die Konjugation beweisen sollen, sind tatsächlich ungünstig getroffene Bukettstadien — ungünstig für die Konstatierung einer unipolaren Anordnung der Schleifen, günstig für den Forscher, der nach einzelnen parallel verlaufenden Fäden sucht. Daß diese sich stets in solchen Kernen finden werden, ist selbstverständlich, und jedes Objekt, das ein Bukettstadium besitzt, kann solche Bilder liefern. Die Fig. 89—91 geben Bukettstadien von *Locusta* aus meinen Präparaten; es folgt demnach auch hier, genau wie bei unserm Objekte, auf eine gleichförmige Verteilung der Fäden in der jungen Spermatocyte ein leptotänes und dann ein pachytänes Bukettstadium. Es ist ganz unbegreiflich, daß Otte dies entgehen konnte, da er in seinen eigenen Bildern ohne Voreingenommenheit solche Stadien hätte finden müssen (vgl. dort Taf. XXXV, Fig. 19 und 27). Daß ihm gleichzeitig damit das für das accessorische Chromosom typische Verhalten entgangen ist, wird später noch zu erwähnen sein.

Hin und wieder degenerieren einzelne Follikel teilweise auf diesen Stadien. Den hierbei auftretenden Kernformen müssen wir einige Aufmerksamkeit widmen (Fig. 31—35), da sie oft nicht den gewöhnlichen Typus der pyknotischen Degeneration tragen, etwa wie der der Spermatogonien. In einer Reihe von Fällen besteht nämlich das leptotäne Kerngerüst ruhig weiter, nur ist der Verlauf der Fäden ein abnormer. Sie sind im Centrum zu einem Knäuel geballt, und von diesem gehen radiäre Stränge nach der Peripherie des Kerns, wo sie umbiegen und der Membran entlang laufen. Es ist dies ein Verhalten, wie es in zahlreichen Fällen als Synapsis beschrieben wurde, z. B. von Winiwarter (1900) oder Popoff (1907). Unter Umständen ist der Knäuel auch mehr nach der Peripherie des Kerns gedrängt, wie in Fig. 32, in der das accessorische Chromosom noch den Fortsatz, den wir später beim Bukettstadium beschreiben werden, getrieben hat. Dieses Vorkommen entspricht völlig dem Synapsisstadium des Eichhörnchens, das van Mollé (1907) abbildet (Fig. 6): Von einem wirren Fadenknäuel ziehen einzelne Fäden an die Membran, biegen dort um und münden wieder in den Knäuel. An einer Seite biegen sie jedoch nicht um, sondern endigen an der Membran, übrigens mit den gleichen Endknöpfchen, die wir im Bukettstadium von *Oedipoda* finden. An dieser Stelle treten außen Chromidien auf!

Den weiteren Gang der Degeneration zeigt Fig. 33. Das Chromatin ist verklumpt, die langgestreckten Brocken haben noch eine

polare Lage einzunehmen vermocht; dem accessorischen Chromosom ist die Bildung eines Fortsatzes diesmal nicht mehr geglückt, es liegt am distalen Teil des Kerns, merkwürdigerweise in eine eigene Vacuole eingebettet. Die Verdichtung vermag aber noch weiter fortzuschreiten; es kommen in den gleichen Follikeln Kerne vor, deren Chromatin zu einem völlig unstrukturierten Klumpen, der an der Peripherie liegt, geworden ist. In diesem Fall liegt das accessorische Chromosom, durch einen freien Kernraum getrennt von dem Derivat der normalen Chromosomen, ebenfalls an der Membran (Fig. 34). Dieses Stadium muß unser Interesse erwecken, weil es wiederum einer nicht selten beschriebenen Synapsisform entspricht. Beispielsweise die Synapsis der Hemipteren wird von Gross (1904), Wilke (1906), Paulmier (1899) als eine kugelige Verklumpung des Chromatins, in der fast jede Struktur verloren geht, geschildert. Wie in dem vorliegenden Falle spielen dabei die Diplosomen — die unserm accessorischen Chromosom entsprechenden Gebilde — eine selbständige Rolle: sie treten, wenn sie überhaupt in den Klumpen eingegangen sind, bald wieder heraus und liegen, von ihm getrennt, an der Wand.

Den nächsten Schritt bedeutet die Auflösung der Kernmembran; wir haben schwarze Kugeln vor uns, die in einer oft recht spärlichen Plasmahülle liegen (Fig. 35).

Von Kunstprodukten kann in diesen Fällen nicht die Rede sein, da die aberranten Kernformen sich unmittelbar nebeneinander in den verschiedensten Stadien finden, und da selbst völlig normale Kerne zwischen ihnen liegen. Daß manches von den beschriebenen Stadien in den normalen Verlauf der Spermatogenese gehört, ist ebenso ausgeschlossen, da sich in den meisten Hoden gar nichts davon nachweisen läßt und die meisten Bilder allzu deutlich den Stempel des Degenerativen tragen. Es ist übrigens bei keinem Orthopteron im Hoden ein Stadium gefunden worden, das man als Synapsis[1]) bezeichnen könnte. Wir haben es vielmehr mit pathologischen Erscheinungen zu tun, über deren Ursachen uns die Größenverhältnisse vielleicht einige Auskunft geben können. Die Kerne erscheinen nämlich vielfach größer als die normalen Leptotänkerne und das Plasma unverhältnismäßig dürftig. Ich bin deshalb der Ansicht, daß

[1]) Ich denke bei Synapsis immmer nur an den Begriff, wie ihn Moore (1906) für eine starke, meist centrale Verdichtung des Chromatins aufgestellt hat, und halte es für das Beste, die Bezeichnung darauf zu beschränken und nicht auch für alles mögliche, z. B. für das Bukettstadium anzuwenden.

eine aus irgendwelchen Gründen vorhandene Gleichgewichtsstörung in dem Wachstum von Kern und Plasma den Anlaß zu diesen Erscheinungen gegeben hat, auf die uns die Diskussion des Synapsisstadiums noch einmal zurückbringen wird.

Wenn die Schleifen des Buketts alle in das Stadium des längsgespaltenen Fadens eingetreten sind, zeigen sich rasch die Anzeichen einer beginnenden Auflösung der polaren Anordnung. Die Enden mancher Schleifen ragen frei in den Kernraum, die Fäden werden dicker (Fig. 37). Solche Stadien sind es meistens — selten nur frühere —, die uns ein Phänomen zeigen, das neben dem Auftreten des Längsspaltes Licht auf die Zusammensetzung der künftigen Tetraden wirft. An günstigen Stellen wird ein querer Spalt sichtbar, der eine Schleife, soweit es sich erkennen läßt, genau in ihrer Mitte halbiert (Fig. 37). Die chromatische Substanz wird dann plötzlich unterbrochen und die achromatische Grundlage wird ein kurzes Stück weit sichtbar; eine Verwechslung mit zufälligen queren Rissen erscheint hierbei ausgeschlossen, wenn man die Schärfe der queren Schnittflächen der Fäden an den betreffenden Stellen und vor allem das Vorhandenbleiben des Plastins in Betracht zieht. Unsre schätzungsweise Zählung der Schleifen des Bukettstadiums, zusammengenommen mit den nun folgenden Beobachtungen über die Tetradenbildung, lassen den Vorgang nur so deuten, daß die Schleifen zwei mit zwei Enden verklebte und mit den andern zwei am Pol festgeheftete Chromosome darstellen. Das Auftreten des Querspaltes bedeutet also lediglich das wahrscheinlich durch die beginnende Kontraktion der Schleifen verursachte Sichtbarwerden einer schon längst vorhanden gewesenen Konstitution der Fäden.

Wenn wir uns die Frage stellen, wann die »Konjugation end to end« vor sich gegangen ist, bleibt uns für die Beantwortung nur das Knäuelstadium vor der Ausbildung einer polaren Orientierung. Es erscheint wahrscheinlich, daß gleichzeitig mit deren erstem Auftreten die Vereinigung der entsprechenden Enden stattgefunden hat.

In einer Reihe von Fällen ist dieser Querspalt bereits beschrieben oder doch wenigstens eine derartige Zusammensetzung postuliert worden. Montgomery fand ihn bei *Syrbula* und *Lycosa* (1905), Wassilief (1906) bei *Blatta*, Popoff (1907) in den Eizellen von *Paludina*, Goldschmidt, der für diesen Typus der Tetradenbildung von jeher eintrat, bei *Distomum* (1908). Bei Coleopteren konstatierte ihn Stevens (1905, 1906). Wilke, Sutton, Dublin, Foot und Strobell gehören neben andern ebenfalls hierher. Wir

selbst werden in dieser Untersuchung noch Gelegenheit haben, in Ovocyten von *Gryllus campestris* die gleiche Aufeinanderfolge von Längs- und Querspalt zu beschreiben.

Wenn die Auflösung des Buketts fortschreitet, liegen die sich gleichzeitig mehr und mehr verdichtenden Fäden kreuz und quer im Kern. Die Kontraktion macht nun oft den im allgemeinen nicht leicht aufzufindenden Querspalt überaus deutlich (Fig. 38). Das Plasma hat mit diesem Augenblick den Höhepunkt seines Wachstums erreicht, da die fortschreitende Verdichtung zur Tetrade offenbar die Beziehungen zwischen Kern und Plasma, die das Wachstum ermöglichen, in hohem Grade stört.

4. Das accessorische Chromosom der Spermatocyten bis zur Auflösung des Bukettstadiums.

Wir haben die Chromatinverhältnisse, wie sie sich von der letzten Spermatogonienteilung bis zur Auflösung des Bukettstadiums abspielen, verfolgt, ohne das Schicksal des accessorischen Chromosoms zu beschreiben, das wir bisher nur aus der Zahl 23, die sich in den Äquatorialplatten der Spermatogonien feststellen ließ, erschlossen haben. Erst nach der letzten Vermehrungsteilung tritt es bei *Oedipoda* so in die Erscheinung, daß es sich von den normalen Chromosomen unterscheiden läßt. Wenn die typischen Chromosome in der Parallelstellung, die sie von der letzten Mitose noch bewahren, körnig zerfallen, behält das accessorische Chromosom seine kompakte Beschaffenheit und seine scharfe Kontur bei. Dabei liegt es stets an der Membranseite des Kerns, der zu dieser Zeit eine ovale Form zeigt, senkrecht zur Längsachse des Kernbläschens (Fig. 12).

Eine Veränderung können wir erst an ihm wahrnehmen, wenn der Kern bereits beträchtlich an Größe zugenommen hat und von einem Knäuel feiner Fäden erfüllt ist. Es tritt dann ein querer Spalt an dem Körper auf, der in Form einer achromatischen Brücke einen etwas kleineren Teil von einem größeren abtrennt (Fig. 18). Zur Verfolgung der nun sich abspielenden interessanten Prozesse bedarf es einer gegenseitigen Ergänzung und eines steten Vergleichs von Eisenhämatoxylinpräparaten mit solchen, die mit der Obstschen Nucleolenfärbung tingiert wurden. Die ersteren decken die Feinheiten der Konturen auf, auf den andern lassen sich wenigstens einige Einblicke in die gleichzeitigen physiologischen Vorgänge tun.

Die beiden Teilhälften des Chromosoms rücken in der Folge weiter auseinander. Eine Zeitlang besteht noch eine fadenförmige

chromatische Verbindung zwischen ihnen, schließlich geht auch diese verloren und es finden sich im Kern zwei getrennte nucleolenartige Gebilde (Fig. 18, 24).

Mit der Ausbildung der polaren Anordnung der Kernschleifen setzt für die beiden Körper ein höchst merkwürdiger Vorgang ein. Der größere Teilkörper des accessorischen Chromosoms, den wir künftig kurz accessorisches Chromosom nennen wollen — im Gegensatz zu dem kleineren, den wir vorläufig mit Chromatinnucleolus bezeichnen werden —, und der beachtenswerterweise auch während des ganzen Aufquellungsprozesses des Kerns dicht an dessen Membran lag, schickt einen sehr fein auslaufenden Fortsatz nach dem gemeinsamen Pol der Kernschleifen. Die schon oben besprochene Fig. 36, die das Bukettstadium von oben zeigt, läßt deutlich erkennen, daß dieser Fortsatz — das übrige Chromosom ist nur verkürzt zu sehen — genau in das Centrum mündet, das für die zwölf Endigungen der Autosome vorhanden ist. Dabei kann, wie ein Vergleich zwischen Fig. 20 und Fig. 22 lehrt, das Chromosom mehr oder minder in die Länge gezogen und nach dem Pol zu verjüngt sein, ohne daß es möglich war, hier eine zeitliche Aufeinanderfolge festzustellen. Während der Kolben des Chromosoms stets seine scharfe Kontur aufweist, ist der Hals mehr oder minder unregelmäßig gerändert. Er kann sogar an seinen dünnen Stellen die eine oder andre quere Unterbrechung haben. Die Regel ist, daß der Fortsatz ebenso wie der Hauptkörper der Membran anliegt; einen hin und wieder zur Beobachtung gelangenden Ausnahmefall zeigt Fig. 28, wo das Chromosom, das an der Membran liegt, sich sehr plötzlich in einen gleichmäßig dünnen Faden verjüngt, der nun frei in einem Bogen durch den Kernraum führt und von da zum Orientierungspol der Schleifen.

Einen entsprechenden Vorgang können wir gleichzeitig bei dem Chromatinnucleolus beobachten, der von dem Chromosom stammt. Er bleibt meist frei im Kernraum liegen, gegenüber dem Pol und ziemlich weit von ihm entfernt. Trotzdem erreicht er ihn mittels eines langen Fortsatzes, den er aussendet. Schon in den leptotänen Kernen können wir beobachten, daß dem Nucleolus zunächst ein zweiter, rundlicher kleiner Körper ansitzt und daß an diesen sich ein chromatischer Faden anschließt, der aus einer Kette von allmählich nach dem Pol zu immer kleiner werdenden Partikelchen besteht, die einer achromatischen Grundlage eingelagert sind (Fig. 20). Es sei darauf hingewiesen, daß in der gleichen Figur accessorisches Chromosom und Chromatinnucleolus an genau der gleichen Stelle zusammentreffen

wie die ungespaltenen Fäden. Daß die Größenverhältnisse des primären Nucleolus und des ersten ihm aufsitzenden sekundären Nucleolus, wie wir den Körper bezeichnen können, der sich stets deutlich gegen die nächsten Glieder der Kette durch seine dichte Konsistenz und seine scharfe Kontur abhebt, beträchtlich variieren, können wir aus Fig. 22 ablesen, die den sekundären Nucleolus fast so groß zeigt wie den primären.

Noch einen Schritt weiter, und wir können den Fortsatz des ursprünglichen Chromatinnucleolus nicht mehr finden; das accessorische Chromosom mag noch mehr oder weniger lang fadenförmig auslaufen, aber außer ihm ist nur ein mit Eisenhämatoxylin tiefgefärbter Nucleolus zu finden, der entweder dem accessorischen Chromosom anliegt oder fern von ihm im Kern sich findet. Nur der sekundäre Nucleolus ist an dem primären als ein kleiner Knopf zu konstatieren. Aber auch der Fortsatz des accessorischen Chromosoms schwindet in der Folge ganz, und auf Stadien, die allerdings bereits der ersten Ausbildung der Tetraden entsprechen (Fig. 30, 38), liegt es als länglicher, nach beiden Seiten oft spitz auslaufender Körper stets an der Membran des Kerns.

Ein weiteres Verständnis wird erst das Studium der mit der Obstschen Nucleolenfärbung hergestellten Präparate mit sich bringen. Der Ausgangspunkt des Chromosoms und des Nucleolus erweist sich als rein chromatisch und als überaus dicht gebaut (Fig. 23). Die beiden Teilprodukte bekommen der Färbung nach diese Eigenschaft mit (Fig. 24). In der Folge behält sie aber nur das accessorische Chromosom bei; die einzige, allerdings für die spätere Deutung nicht unwichtige Veränderung, die es erleidet, ist die, daß hin und wieder im Inneren Vacuolen auftreten. In Fig. 27 z. B. sind drei solche eingezeichnet[1]).

Viel tiefgreifender sind die Veränderungen, die Hand in Hand mit der Bildung des Fortsatzes an dem Chromatinnucleolus vor sich gehen. Nicht nur der äußeren Morphologie halber, sondern vor allem wegen seines chemischen Verhaltens mußten wir ihn in einen primären und sekundären Nucleolus trennen. Es ist auch mit der Obstschen Färbung nicht möglich, seinen Fortsatz von den übrigen Chromatinfäden distinkt zu färben. Er nimmt eine rote, höchstens etwas

[1]) Ob das gelegentliche Vorkommen einer blasseren Färbung auf eine Veränderung in der Konstitution des Körpers hinweist, oder ob es die Folge einer etwas variierenden Differenzierung des Methylgrün ist, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden.

violett getönte Farbe an, was eben durch die lockere Struktur erklärt wird, die der kleine Körper bekommen muß, nachdem er den verhältnismäßig voluminösen Faden gebildet hat. Nur ein ganz bestimmter Teil ist so dicht geblieben, daß er dunkelviolett, fast wie das accessorische Chromosom, gefärbt wird — der sekundäre Nucleolus (Fig. 25, 29, 30).

Der primäre Teil dagegen ist völlig achromatisch geworden, wie die blaßrosa Färbung kundgibt, und besteht lediglich aus Nucleolarsubstanz. Die endgültigen Derivate des ursprünglichen Chromatinnucleolus, der bekanntlich ein Stück des accessorischen Chromosoms darstellt, bestehen in einem großen echten Nucleolus und einem kleinen ansitzenden Chromatinnucleolus. Der Fortsatz geht gar bald verloren.

Wenn wir das fernere Schicksal noch einen Schritt weit schildern, greifen wir im Intersse einer zusammenhängenden Darstellung etwas voraus. Die folgenden Stadien fallen zusammen mit den ersten Vorgängen der Tetradenbildung.

Die Lage der verklebten Nucleolen kann eine beliebige sein. Sie können fern vom accessorischen Chromosom im Kernsaft liegen, oder aber sie können wieder in Beziehung zum Mutterchromosom treten, indem sie sich an dasselbe ansetzen. Dies ist oft schon auf Stadien zu beobachten, wo letzteres noch einen langen Fortsatz hat (Fig. 26), häufiger jedoch, wenn es nach Auflösung des Bukettstadiums während der in der Folge zu schildernden Verkürzung der Segmente an der Membran des Kerns liegt.

Eine weitere Möglichkeit der Variation entsteht dadurch, daß gelegentlich der sekundäre Nucleolus mit einem Teil des achromatischen sich loslöst und selbständig im Kern sich findet. Der übrige echte Nucleolus kann dann wieder entweder am accessorischen Chromosom liegen oder an einer beliebigen andern Stelle. Manchmal läßt sich wohl auch von dem sekundären Nucleolus gar nichts mehr oder nur ein schwach gefärbter Rest konstatieren. Die Fig. 27—30 zeigen solche Schwankungen. Stets aber führen alle diese Stadien zu einem völligen Verschwinden sämtlicher Derivate des ursprünglichen Chromatinnucleolus.

Hier soll einstweilen die Beschreibung der merkwürdigen Umwandlungen, die das accessorische Chromosom von der letzten Spermatogonienteilung an erleidet, unterbrochen werden. Bevor wir aber zur Schilderung der Tetradenbildung der Autosome übergehen, müssen wir noch etwas bei der Diskussion über den eben geschilderten Vorgang verweilen.

Die Literatur kennt bisher nur einen Fall, der diesem analog ist, und zwar in der Spermatogenese von *Blatta germanica*. Diese wurde 1905 von N. M. STEVENS, 1907 von A. WASSILIEFF untersucht. Wir wollen bei dem uns nun obliegenden Vergleich der beiden Fälle der eingehenderen Darstellung des letzteren folgen. In den Spermatogonien findet sich das accessorische Chromosom als Nucleolus, teilt sich in der Regel auf merkwürdige Weise in zwei Körper, die erst vor den Mitosen wieder einheitlich werden. Die gleiche Teilung, bezüglich deren Einzelheiten auf die Originalarbeit verwiesen sei, gibt in den jungen Spermatocyten zwei Körpern den Ursprung. Beide Teilprodukte schicken ebenfalls Fortsätze zum Pol, an dem eine dichte Mitochondrienkappe gleichzeitig entsteht. Der Chromatinnucleolus soll hierbei dem accessorischen Chromosom vorausgehen. Er soll sich durch Abgabe seiner chromatischen Substanz ins Plasma völlig erschöpfen und immer mehr dem Pol sich nähernd ganz verschwinden. Nun erst beginnt die »Abströmungstätigkeit« des accessorischen Chromosoms, aus dem hier im Gegensatz zu *Oedipoda* auch ein aus einer Kette von Chromatinbrocken zusammengesetzter Faden herauswächst. Auch wir haben ja insofern die gleiche zeitliche Verschiedenheit gefunden, als wir das accessorische Chromosom noch mit seinem Fortsatz antrafen, zu der Zeit, wo der Chromatinnucleolus bereits erschöpft war. Von diesem Fortsatz bleibt, ähnlich wie wir es für den Chromatinnucleolus beschrieben, ein großer Plastinnucleolus übrig, an dem ein kleinerer, birnförmiger, chromatischer Körper — »der letzte, nicht mehr zum Austritt gelangte Chromatintropfen« — sitzt. Während STEVENS diesen Plastinnucleolus verschwinden läßt, verschmilzt er nach WASSILIEFF in der Folge wieder mit dem dichteren Teilprodukt zu einem einheitlichen Körper, dessen Doppelnatur »manchmal mit großer Mühe« erkannt werden kann.

Im Prinzipiellen stimmen darnach die beiden Erscheinungskomplexe völlig überein: »Das accessorische Chromosom« teilt sich in zwei Körper, die die gleichen Veränderungen in verschiedenem Maße erleiden. Der eine Teil geht zugrunde, der andre geht später als »accessorisches Chromosom« in die Mitose ein. Im Gegensatz zu WASSILIEFF nehme ich dagegen mit STEVENS ein Zugrundegehen des letztgebildeten Plastinnucleolus an und halte seine diesbezüglichen Bilder für hierzu nicht genügend kompetent, da sie nach Eisenhämatoxylinpräparaten gegeben sind, ohne daß eine Nucleolenfärbung angewandt wurde. Ich halte es sogar für gar nicht ausgeschlossen, daß es sich in dem Plastinkörper um den Rest des Chromatinnucleolus

handelt, den Wassilieff völlig verschwinden läßt, zumal ich den zeitlichen Angaben etwas skeptisch gegenüberstehe. Dann wäre die Übereinstimmung der beiden Fälle allerdings eine überaus ins einzelne gehende.

Während man bisher das Verhalten des accessorischen Chromosoms bei *Blatta* während des Bukettstadiums für eine Ausnahme gehalten hat, mußte ich umgekehrt beim vergleichenden Studium einer Anzahl Orthopteren dieses Vorkommen allmählich für die Regel ansehen. Es seien hier anhangsweise einige Fälle angeführt, von denen ich überzeugt bin, daß sie sich mit Leichtigkeit beträchtlich vermehren ließen. Bei *Decticus*, von dessen Eigentümlichkeiten wir oben schon berichtet, nimmt das Heterochromosom die gleiche typische Stellung ein. Es ist in den geeigneten Momenten ein Körper mit einem stumpfen, meist runden Ende auf der einen Seite und einem allmählich spitz auslaufenden auf der andern. Die Spitze endet an dem Punkt, nach dem die übrigen Schleifen konvergieren (Fig. 87). — Es war zu erwarten, daß die so nahestehende *Locusta viridissima* auch in diesem Punkte nicht abweiche. Und tatsächlich zeigte sich, daß Otte gleichzeitig mit dem Bukettstadium (vgl. S. 347) auch das dazugehörige Verhalten des accessorischen Chromosoms entgangen ist. Fig. 89—91 sind *Locusta* entnommen. Sie sprechen für sich selbst. Der oft haarfein auslaufende Faden des meist platten, der Kernmembran anliegenden Körpers ist häufig von einer scharf abgesetzten Stelle an völlig verblaßt, der Körper selbst je nach dem Moment seiner Funktion bald solide, bald mehr oder weniger vacuolisiert. Ein chromatischer Nucleolus, der sich auf gleichen Stadien im Kern findet, liegt immer in der Nähe des Poles. Ob er, wie bei *Blatta* und *Oedipoda*, einen Teil des accessorischen Chromosoms darstellt, hat Otte nicht näher untersucht, doch möchte ich es für wahrscheinlich halten, zumal sich bei *Pezotettix pedestris*[1]) ein analoges Verhalten herausgestellt hat. Fig. 54 gibt ein junges Diplotänstadium wieder; nicht nur das accessorische Chromosom streckt seinen Fortsatz nach dem gemeinsamen Pol, sondern auch der von ihm stammende Chromatinnucleolus. Diesmal setzt er sich aber nicht, wie bei *Blatta* und *Oedipoda*, aus einzelnen Chromiolen zusammen, sondern

---

[1]) Die Tiere wurden in Südtirol in einer durchschnittlichen Höhe von 1800 m gefangen und stellen ein überaus günstiges Material dar. Die Zellgröße übertrifft die der Oedipodiden noch um ein beträchtliches. (Vgl. die erste Reifeteilung Fig. 55.)

stellt einen soliden, überaus feinen Faden dar. Das Plasma ist gleichzeitig von feinem Chromidialstaub durchsetzt.

Wenn ich noch hinzufüge, daß ich den Fortsatz auch bei *Psophus* und *Acridium aegyptium* beobachtete, und daß im zweiten Teil der vorliegenden Arbeit ein analoger Fall mit gleichzeitiger extremer Vacuolisierung des accessorischen Chromosoms im Ovarium von *Gryllus campestris* geschildert werden wird, so scheint mir die allgemeine Verbreitung dieses Vorganges zur Genüge dargetan.

Was seine Deutung betrifft, so haben wir bereits kurz erwähnt, daß Wassilieff der Ansicht ist, daß dieser ganze Prozeß eine Chromatinabgabe ins Plasma vorstellt, eine Auffassung, der ich mich völlig anschließe. Ich sehe hier, wenn wir von Protozoen absehen, eine der besten Stützen der Lehre, daß der Chromidialapparat des Plasmas sich aus dem Chromatin des Kerns herleitet. Ein stark chromatischer Körper sendet einen Fortsatz nach dem Teil der Zelle, an dem gleichzeitig eine chromatinähnliche Substanz auftritt. Der Körper wird blasser und blasser, es treten Vacuolen auf, beides Erscheinungen, die unzweideutig auf einen Substanzverlust hinweisen, schließlich läßt sich an seiner Stelle in manchen Fällen nur noch ein völlig achromatischer Nucleolus konstatieren. Wenn man hierzu Wassilieffs und meine diesbezüglichen Figuren ohne Vorurteile ansieht, muß man sich der Ansicht anschließen, daß hier ein Abströmungsprozeß vorliegt.

Es sei gleich hier darauf aufmerksam gemacht — und wir werden in der Folge darauf zurückzukommen haben —, daß, je sicherer diese Deutung für das accessorische Chromosom und die von ihm kommenden Nucleolen ist, desto natürlicher und fester begründet der daraus folgende Analogieschluß für die übrigen Chromosomen ist. Wie bei *Oedipoda* der Nucleolus und bei *Blatta* auch das accessorische Chromosom sich teilweise in einen chromatischen Faden aufgelöst haben, der aus einer perlschnurartigen Kette kleiner Chromatineinheiten besteht, so macht jedes normale Chromosom gleichzeitig den gleichen Prozeß mit seiner ganzen Substanzmenge durch. Der Abströmungsfaden ist im Bau und seinem Prinzip nach mit den Leptotänschleifen der Chromosomen völlig identisch. Schon allein die Quantität der gleichzeitig am Pol auftretenden Chromidialhaube und vor allem diese Identität im Verhalten der Autosome mit dem des Heterochromosoms zwingt uns, den vornehmsten Teil der Mitochondrien auf erstere zurückzuführen.

Bekanntlich fehlt es nicht an Gegnern dieser Lehre vom nucleären Ursprung der Chromidien. Für sie galt es natürlich, auch diese

Verhältnisse, wie sie 1907 von WASSILIEFF dargestellt wurden, zu entkräften. Einen sehr einfachen Versuch hierzu hat J. DUESBERG (1907) gemacht. Er schreibt in »Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen«: »Den Chromatinfaden (des Nucleolus, d. Verf.) halte ich für eine der gegen einen Pol des Kerns konvergierenden Schlingen.« Es gibt keine bequemere Art, eine unangenehme Tatsache aus der Welt zu schaffen. Wenn man die Fig. 25—29 bei WASSILIEFF ansicht, wo die fraglichen Fortsätze das Eisenhämatoxylin viel mehr angenommen haben als die Schlingen der Chromosomen, so daß sie aus dem ganzen Kernraum völlig herausfallen, versteht man den Weg zu dieser Behauptung, die übrigens von DUESBERG selbst in keiner Weise begründet wurde, nicht.

5. Die Ausbildung der Tetraden.

Die Konstitution, die den nun sich abspielenden Vorgängen der Tetradenbildung zugrunde liegt, ist durch die beschriebene Längsteilung eindeutig bestimmt. Sie wird durch die Formel $\frac{a \mid a}{b \mid b}$ ausgedrückt. Die Verdichtung der so gebauten Fäden bringt es mit sich, daß die Beziehungen zwischen ihnen und dem Liningerüst des Kernbläschens immer mehr aufgegeben werden. Entsprechend den verschiedenen Größen der Chromosomen in den Spermatogonien haben wir schon im Leptotän- und Pachytänstadium verschiedengroße Schleifen gesehen. Natürlich variirt nun auch auf diesen Stadien ihre Länge beträchtlich. Sie sind bald länger als der Kerndurchmesser, bald kürzer.

Bis zu einem gewissen Grade sind auch die verschiedenen Wege der Entwicklung, die nun in ein und demselben Kern die Tetraden einschlagen, abhängig von der Länge der Schleifen. Meist sind es besonders lange, die in ihrer Mitte — also an der Stelle, an der sie durch den Querspalt dazu prädestiniert sind — eine Knickung erfahren. Wir können uns vorstellen, daß die kondensierenden Kräfte in den beiden Chromosomen nach der Verlötungsstelle zu wirken, und zwar bei diesem Typus so, daß sie in gleichem Sinne auf der einen Seite stärker sind als auf der andern, so ist die notwendige Folge die Entstehung einer U-förmigen Figur. Immer noch, ja sogar besonders deutlich, zeigen die Tetraden dieser Stadien den Längsspalt (Fig. 38). Das weitere Schicksal kann ein doppeltes sein. Die freien Enden, und das ist die Regel, können sich berühren und derart miteinander verschmelzen, daß ein Ring entsteht, der hin und wieder

noch an zwei aneinander genau gegenüberliegenden Stellen Einkerbungen oder gar Unterbrechungen seiner Kontur und damit die Grenzen der ihn zusammensetzenden Chromosomen erkennen läßt. Liegen nicht alle Punkte des Ringes in einer Ebene und ist die Tetrade mehr von der Seite zu sehen, so entstehen Figuren, die an eine 8 erinnern (Fig. 42). Geschicht die Knickung mehr in einem spitzen Winkel, so brechen die Schleifen an der Chromosomengrenze und beide Schenkel legen sich parallel aneinander (Fig. 43). Lange Zeit sind dann die beiden Chromosomen scharf von einander getrennt zu beobachten. Natürlich muß bei der Deutung der mannigfachen Bilder, die sich auf diesen Stadien bieten, stets Kritik walten, inwieweit eine Figur nur durch die Schnittführung vorgetäuscht werden kann. So ist es in Fig. 44 bei der einen Tetrade (rechts unten) keineswegs sicher, ob das Bild eine angeschnittene 8 repräsentiert oder ob es nach dem eben geschilderten Modus entstanden ist und die Chromosomen nur besonders scharf von einander getrennt sind.

Wirken die angenommenen Kräfte auf beiden Seiten gleich, dann haben sie eine gradlinige Verkürzung zufolge — der zweite Typus der Tetradenentwicklung. Wieder sind zwei Wege möglich. Entweder, und das ist bei den kleinsten Objekten der Fall, es bleibt bei dieser einfachen Verkürzung und es entsteht ein gedrungenes Stäbchen, dessen Chromosomengrenze quer durchschneidet, oder der Zug nach der Mitte wirkt auch noch fort, wenn das Kondensierungsvermögen des Chromatins zum größten Teil erschöpft ist. Die notwendige Folge ist dann ein Ausweichen der vier in der Mitte zusammentreffenden Enden. Es entstehen die bekannten Kreuzfiguren mit zwei längeren und zwei kürzeren Armen (Fig. 43, 44).

Damit sind die Möglichkeiten aber noch nicht erschöpft. Beide Typen können auch kombiniert vorkommen. Es entstehen dann hufeisenförmige oder gar ringförmige Tetraden, die an der Stelle ihrer Chromosomengrenze kleine Kreuzarme gebildet haben (Fig. 41). Wie die übrigen Figuren typisch für Orthopteren zu sein scheinen, so ist auch diese letzte Möglichkeit von Sutton für *Brachystola* besonders eindeutig beschrieben worden. Wie allerdings solche Bildungen sich weiterentwickeln, ist nicht mit Sicherheit zu beobachten. Es steht zu erwarten, daß in solchen Fällen entweder der eine oder der andre Typus die Oberhand gewinnt und die Einflüsse des andern rückgängig macht, also im offenen Zustand wohl die Kreuzbildung, im geschlossenen die Ringbildung. Nie kommen Ringe vor, die an beiden Lötstellen accessorische Kreuzarme tragen.

Allmählich wird die Form der Tetraden immer einheitlicher, der Weg ihrer Bildung bleibt immer schwerer erkennbar. Die Ringe werden zu Körpern mit mehr oder weniger großer centraler Öffnung, die Kreuze werden einheitliche, im Schnitt ungefähr rechteckige Körper. Immer noch aber ist das Kernbläschen wohlerhalten. Die gezackten Ränder, die noch teilweise freien, rundlichen Chromatinpartikelchen an ihnen sind der Ausdruck dessen, daß die Kontraktion immer noch fortschreitet und noch Beziehungen zu dem achromatischen Kerngerüst vorhanden sind, das sich als zerfasertes Netzwerk mit minimalen, in dasselbe eingebetteten chromatischen Resten darstellt. Auf einem nächsten Stadium, das unmittelbar vor der Auflösung der Kernmembran steht, begegnet man den Chromosomen als runden und länglichen Körpern ohne jede Andeutung einer Ringöffnung oder eines Längsspaltes, der auf ihre Struktur hindeute (Fig. 45, 46).

6. Die Reifeteilungen.

Die erste Reifeteilung. — Wenn das Kernbläschen sich aufgelöst hat, sind die Chromosomen große, scharf konturierte Körper; daß aber selbst dann unter Umständen die Kondensierung auch noch nicht den Höhepunkt erreicht hat, lehrt Fig. 47. Die Schnelligkeit der Kontraktion in den großen und kleinen Ringen ist natürlich die gleiche. Eine notwendige Folge ist daher, daß die kleinen Ringe frühzeitiger geschlossen sind als die großen, und weiterhin, daß die kleinen Chromosomen früher ihre Teilungsgestalt bekommen als die großen. Dieser Unterschied in dem Grad der Ausbildung macht sich in der betreffenden Zelle dadurch bemerkbar, daß zwei der größten Ringe noch in der Äquatorialplatte centrale Durchbohrungen besitzen. Eine solche Erscheinung ist schon oft beschrieben worden, nie aber hat man darauf geachtet, daß stets die größten Chromosomen die noch unvollendeten sind.

Die Tatsache, daß das Chromatin noch in der Äquatorialplatte nicht unbedeutende Verdichtungen erleiden kann, ist eine der Fehlerquellen, mit denen Untersuchungen, die Chromatinquantitäten durch Messung dieser Stadien feststellen wollen, zu rechnen haben (vgl. hierzu die noch zu beschreibenden auffallenden Umformungen der zweiten Reifeteilungen).

Die Zählung der Chromosomen fällt überaus leicht, wie ein Blick auf Fig. 48 beweisen wird. Es sind stets zwölf. Ziehen wir hiervon das accessorische Chromosom ab, so bleiben elf Tetradenchromosomen, entsprechend den 22 + 1 Chromosomen der Spermatogonien. Von

oben gesehen ist die Form der Tetraden bald die von Kugeln, bald von mehr länglichen Körpern, nicht selten neigen einige zu birnförmigen Umrissen. Wenn wir die erste Reduktionsteilung von der Seite betrachten und damit zu der Frage übergehen, wie durch dieselbe die Tetraden geteilt werden, so bieten sich mannigfache Bilder. Wenn wir eine einheitliche Auffassung von diesen Formen gewinnen wollen, müssen wir sie auf die Tetradenbildung beziehen. Wir haben gesehen, daß Tetraden entstehen, bei denen die Chromosomengrenze durch die Längsachse geht, ferner solche, bei denen sie quer durch den Körper geht, wir haben außerdem Kugeln entstehen sehen, bei denen sich die Chromosomengrenze auf dem Stadium der definitiven Ausbildung nicht mehr angeben ließ. Dieser verschiedenen Genese entsprechend finden wir nun in der Seitenansicht der ersten Reifeteilung Chromosomen, deren Längsachse parallel den Spindelfasern geht, und solche, bei denen die Längsachse senkrecht zu ihnen steht. Dazwischen finden wir alle die Formen, bei denen wir die Achse nicht mehr mit Sicherheit konstatieren können. Mit andern Worten, die Stellung der extremen Chromosomen gestattet uns den Schluß, daß die Teilungsebene übereinstimmt mit der Ebene, in der die Chromosomengrenzen liegen; die erste Reifeteilung stellt eine echte Reduktionsteilung (Praereduktion Korschelt-Heider) dar.

Von dem punktförmigen Centriol, um das sich merkwürdigerweise fast regelmäßig feine Chromidialpartikelchen finden, die den Fasern der Centralspindelfasern eingelagert sind (Fig. 49, 50), geht je eine Faser zu einer Tetrade, deren Ansatz sich oft mit großer Deutlichkeit beobachten läßt. Die auseinanderrückenden Dyaden besitzen entsprechend dem verschiedenen Bau und dem verschiedenen Ort des Ansetzens der Fasern eine variable Gestalt, die aus den Figuren zur Genüge ersichtlich ist. Gesetz ist dabei nur, daß beim Auseinanderweichen nie der Längsspalt des Bukettstadiums zum Vorschein kommt. Rücken gedrungene Stäbe zum Pol, so geht dieser Längsspalt unsichtbar durch die Längsachse des Körpers, sind es U-förmige Dyaden, so verläuft der Längsspalt durch die beiden Schenkel und stellt nicht etwa den freien Raum zwischen den beiden Schenkeln dar. Die Stellung und die Form der auseinanderrückenden Tetraden ist, soweit ich gesehen habe und soweit die Literatur Illustrationen gibt, immer die gleiche, überaus typische bei den Heuschrecken. Eine bei manchen Formen wiederkehrende, bei *Oedipoda* aber fehlende Art der Teilung sei durch ein dem Hoden von *Pezotettix* entlehntes Bild (Fig. 55) repräsentiert. Die Tetrade am

weitesten rechts ist durch Umklappen zweier Schenkel gebildet worden. Die Centralspindelfasern haben aber nicht die ihnen zunächstliegenden, sondern die abgewendeten Enden erfaßt, so daß eine eigentümliche Schlinge entstehen mußte, die später an dem Punkt ihrer Knickung zerrissen wird. Montgomery hat das gleiche für *Syrbula* gefunden.

Am Pol angelangt, verschmelzen die Dyaden rasch zu einem unauflösbaren Klumpen (Fig. 57), der auch seine letzten Ausläufer einzieht (Fig. 58). Der Zelleib zeigt dabei anfangs noch nichts von einer Einschnürung. Die Faserstränge, die die künftigen Tochterkerne verbinden, bilden eine tonnenförmige Figur, in die sich, besonders in der peripheren Schicht, die Mitochondrien einlagern. Bestanden diese bisher stets aus granula, so bilden sie nun, soweit sie in die Fasern eingelagert sind, Chondriokonten (Meves 1907, 1908), d. h. aus Mitochondrialsubstanz bestehende einheitliche Fäden. Der Zellkörper schnürt sich nun seitlich ein, die bauchige Fasermasse kommt rings an der Einschnürungsstelle mit der Oberfläche in Berührung; oft läßt sich dabei eine centrale und eine periphere Partie unterscheiden (Fig. 58). Allmählich macht sich die einschnürende Kraft auch an ihr geltend. Ihr Querschnitt wird in der Mitte immer kleiner, die Tonnenfigur macht notwendigerweise einem erst überall gleichdicken, später in der Mitte dünneren Strang Platz. Parallel dieser Verengerung geht die Ausbildung einer Zellplatte, dieses eigentümlichen, noch recht rätselhaften Gebildes, das in Form feiner, stark färbbarer Körner die Mitte der Fasern durchsetzt. Ihre Substanz stammt in dem vorliegenden Fall zweifellos aus Mitochondrien, die den Fasern eingelagert waren, und stellt sicherlich kein Abfallsprodukt der Chromosomen bei der Teilung dar, wie andre wollen.

Eine solche Verteilung des Chromidialapparates durch fädige Einlagerung in die Verbindungsfasern ist nicht selten. In besonders prägnanter Weise hat z. B. Giglio-Tos (1908) für ein Orthopteron (*Pamphagus*) dies beschrieben. Er ist der Ansicht, daß diese Einlagerung einen aktiven Teilungsvorgang darstelle, und tritt den neueren Autoren, die lediglich von einem passiven Teilungsmodus sprechen, meines Erachtens mit einem gewissen Recht entgegen. Sicherlich geht dieser Autor zu weit, wenn er eine passive Verteilung völlig in Abrede stellt. Gerade der uns vorliegende Fall macht uns dies deutlich. Giglio-Tos läßt alle Mitochondrialsubstanz in die Fasern wandern; hier tut dies nur ein Teil derselben, der Rest bleibt im Plasma zerstreut und ordnet sich nicht in Fäden. Er wird allein

durch die Einschnürung des Plasmas auf die Tochterzellen verteilt. Dabei treten dann große, kreisrunde, von einem hellen Hof umgebene Tropfen in beiden Zellen auf, wie sie vorher sich nie in den Spermatocyten erster Ordnung gefunden hatten.

Ruhestadium des Kerns. — Gleichzeitig mit dem Auftreten der Zellplatte beginnt der Kern sich zu rekonstruieren. In den Flüssigkeitshof, der aus den Chromatinklumpen entsteht und der die erste Anlage des sich nun rasch bildenden Kernbläschens bildet, sprossen die Chromosomen, die nun ein kurzes Ruhestadium durchmachen, indem sie sich zu einem Reticulum auflösen. Leicht kann man allerdings in diesem die dicken, hin und wieder eine Andeutung eines Längsspaltes zeigenden Chromosomenbalken unterscheiden von den spärlichen und dünnen Ausläufern, die sie zu ihren Nachbarn getrieben haben (Fig. 61).

Die zweite Reifeteilung. — Mit Ablauf dieses Stadiums werden die Ausläufer wieder eingezogen. Zwei Centriolen, die von einem Muttercentriol stammen, wandern mit ihrem Strahlenkranz nach den entgegengesetzten Polen auseinander (Fig. 62); gleichzeitig beginnt die Lösung der Kernmembran. Damit hat aber die Äquatorialplatte noch lange nicht ihre definitive Gestalt erhalten. Während die Strahlungsfigur bereits völlig ausgebildet ist, liegen vielmehr die Chromosomen noch in einem nur schwer zu entwirrenden Knäuel zwischen den Centriolen (Fig. 63). Wir müssen in diesem Zeitpunkt ganz bedeutende Verdichtungen der Chromosomen in ihrer Längsachse annehmen; der Knäuel flacht sich dabei allmählich ab, und schließlich gehen Äquatorialplatten mit regelrecht im Kreis angeordneten, in die Länge gestreckten Chromosomen daraus hervor (Fig. 65, 66). So auffallend diese Verkürzung erscheint, müssen wir doch die zweite Möglichkeit zurückweisen, die noch bestände, um die Entstehung der definitiven Chromosomen aus den langen Bändern zu erklären, nämlich, daß während dieses Knäuels die Bänder umbiegen und die Schenkel sich aneinanderlegen, wie wir es bei einem Teil der Tetradenchromosomen beschrieben. Der hauptsächlichste Grund ist der, daß, wie wir sehen werden, bei der Anaphase die Teilprodukte nie eine Andeutung an einen Aufbau aus zwei Teilen — der Längsspalt, der immer noch bis jetzt zu beobachten war, würde ja dann in ihnen erhalten bleiben — erkennen lassen.

Einen Schritt weiter, und die Seitenansichten (Fig. 65, 69—71) oder ein Blick auf die Äquatorialplatte von oben (Fig. 68) lehrt uns, daß die Chromosomen, die senkrecht zu den Spindelfasern stehen,

längsgespalten werden, und daß die Teilprodukte sich erst während der Anaphase so einstellen, daß ihre Längsachse mit den Fasern zusammenfällt. Dabei bestehen häufig noch eine Zeitlang — im Gegensatz zur ersten Reifeteilung — fädige Chromatinverbindungen zwischen den Tochterchromosomen, von denen ich glaube, daß sie beim Zerreißen von den beiden Chromosomen wieder einbezogen werden. Es ist eine notwendige Folge der von uns geschilderten Teilungsart, daß — wie schon erwähnt — die Chromosomen in der Anaphase keine U-formen und keine Semmelform mehr zeigen. Fig. 77 zeigt vielmehr, daß es sich nur um längliche, einheitliche Körper handelt: die zweite Reifeteilung ist eine gewöhnliche Äquationsteilung, die die im Bukettstadium durch den Längsspalt bereits vorbereitend getrennten Chromosomenhälften definitv auf verschiedene Zellen verteilt.

Von dem Verhalten der Verbindungsfasern, des Chromidialapparates und der Bildung der Zellplatte gilt das gleiche wie für die erste Reifeteilung (Fig. 72—74).

Der Reduktionsmodus der übrigen Orthopteren. — Wir haben nun weiterhin die wichtige Frage zu erörtern, wie sich die Art der Reduktion, die wir für *Oedipoda* geschildert und die wir auch für die Acridier und Locustiden vertreten, die wir nebenher untersuchten, zu den bisherigen Ergebnissen über Orthopterenspermatogenese verhält. Denn wenn ich auch der Ansicht bin, die GROSS und GOLDSCHMIDT bereits ausgesprochen haben, daß die Wege zur Reduktion mannigfache sein können, glaube ich doch, daß in einer so engen Gruppe, deren Geschlechtszellen von vornherein den gleichen Habitus aufweisen, die Reduktion nach einem einheitlichen Schema gehen muß. Daß man sich allerdings hierbei vor blinder Sucht zu egalisieren hüten muß, zeigen uns die Ergebnisse über die Distomeenredukion, bei denen neben dem bekannten primitivsten Typus des *Zoogonus* (Primärtypus, GOLDSCHMIDT 1905, 1908) der Tetradentypus der *Oedipoda* vorkommt (*Distomum lanceolatum*, GOLDSCHMIDT 1908).

Wir sagten schon, daß alle Untersucher mit zwei Ausnahmen bei den Orthopteren eine Längsspaltung, sei es eines Spirems oder eines Buketts angeben. In den Fällen, wo kein Bukettstadium beschrieben wurde, so besonders oft bei DE SINÉTY (1901), bin ich übrigens den Bildern nach überzeugt, daß tatsächlich ein solches vorhanden ist. Was die Ausnahme OTTES (1907) bezüglich *Locusta* betrifft, so haben wir ebenfalls schon auseinandergesetzt, daß dieser Fall auszuscheiden hat. Er glaubte eine Längskonjugation und

das Fehlen eines Bukettstadiums konstatieren zu müssen, während unsre Nachprüfung zur Konstatierung eines eindeutigen Buketts und zur Ablehnung einer Längskonjugation geführt hat. — Eine weitere Übereinstimmung unsrer Darlegung des Querspaltes und der Entwicklung der Tetraden mit der der Autoren existiert nur zum Teil. MONTGOMERY sah den Querspalt (1905) bei *Syrbula* (Acridier), WASSILIEFF (1906) bei *Blatta*; ZWEIGER (1906) und SUTTON (1902) nehmen ihn gleichfalls für *Forficula* bez. *Brachystola* an. Mit diesen stimmen auch die weiteren Angaben über die Teilungen im Prinzip überein (Trennung vollständiger Chromosomen in der ersten Reifeteilung).

Zu ganz andern Auffassungen sind außer OTTE noch WILCOX (1895, 1896, 1897), DE SINÉTY (1901, 1902) und MC CLUNG (1900) gekommen. Außerdem gehören noch die Arbeiten VOM RATHS (1892, 1895) hierher. Die Auffassung von WILCOX wird rasch abgetan sein. Er beschreibt bei *Caloptenus femur-rubrum*, daß ein ungespaltenes Spirem segmentiert wird in je zwei mit den Enden vereint bleibende Chromosomenfäden. Je zwei solche Segmente sollen nun der Länge nach konjugieren, so daß »Tetraden« entstehen, die aus vier Chromosomen zusammengesetzt sind, wenn das Chromatin sich an den vier Enden kondensiert. Entsprechend dieser Formel $\frac{a|b}{c|d}$ bedeutet nun jede der beiden Mitosen eine Reduktionsteilung. Es liegt von vornherein auf der Hand, daß hier der Längsspalt übersehen bzw. falsch gedeutet wurde. MC CLUNG hat obendrein die gleiche Form und eine Anzahl noch verwandter untersucht und hat sich hierbei davon überzeugt, daß überall ein einwandfreier Längsspalt existiert und daß WILCOX sich beim Studium der Tetradogenese geirrt hat.

VOM RATH findet in seiner Untersuchung des Hodens von *Gryllotalpa* zwar ein längsgespaltenes Spirem und läßt dies so segmentieren, daß je zwei Chromosomen end to end beisammenbleiben, in der Folge aber entwickeln sich die Tetraden so, daß die Spalthälften der Chromosomen auseinanderweichen zu Ringen und die vier Segmente sich zu völlig gleichen Kugeln verdichten. Schon GRÉGOIRE hat 1905 darauf hingewiesen, daß diese Angaben einen hohen Grad von Unwahrscheinlichkeit besitzen, und geht soweit, daß er eine definitive Ausschließung dieser immer wieder zitierten Arbeiten fordert. Ich habe eine Nachprüfung des Objektes begonnen und kann diese Ansicht GRÉGOIRES nur bestätigen. Hier sei nur soviel mitgeteilt, daß

eine Segmentierung eines Spirems in dem Sinne, wie vom Rath es schildert, überhaupt nicht vorkommt. Es existiert vielmehr ein regelrechtes Bukettstadium! Die Ringbildung, die an den längsgespaltenen Fäden vor sich geht, bietet nie solche schematische Bilder, wie der Autor sie gibt, nirgends ist von den rätselhaften achromatischen Strukturen etwas zu beobachten. *Gryllotalpa* bedarf tatsächlich dringend einer eingehenderen Nachuntersuchung, von der ich überzeugt bin, daß sie zu Resultaten führt, die von denen vom Raths völlig verschieden sind; jedenfalls besteht von dieser Seite keine Störung des einheitlichen Orthopterenschemas, das wir vertreten möchten. Zugegeben muß allerdings auch werden, daß diese Arbeit aus einer Zeit stammt, die größtenteils unter dem Einfluß der Weismannschen Theorien stehend, noch nicht mit unsrer Technik und unsrer großen Formenkenntnis gearbeitet hat.

Textfig. 2.



Die fortschreitenden Veränderungen einer Tetrade bei ihrer Teilung in der ersten Reifeteilung (nach Mc Clung).

Die Bilder, die Mc Clung von Spermatocyten der Acridier gibt, stimmen mit unsern völlig überein, seine Deutung derselben entfernt sich dagegen weit von unsrer. Die späten Spiremstadien (ich schließe aus den Bildern, daß es in Wirklichkeit ein Bukettstadium ist) werden längsgespalten. Konjugation mit den Enden. Bei der Tetradenentwicklung treten, genau wie bei *Oedipoda*, die mannigfaltigen Bilder auf, Kreuze, Stäbe, Ringe. Während wir nun aber der Ansicht sind, daß die von diesen sich ableitenden Chromosomen sich nicht alle so in der Äquatorialplatte einstellen, daß sie senkrecht zu den Fasern stehen, sondern daß das hierbei leitende Motiv die Chromosomengrenze darstellt, glaubt Mc Clung, daß alle Tetraden sich so stellen, daß der Längsspalt in die Ebene der Äquatorialplatte fällt. Um den damit nicht harmonierenden Beobachtungen, daß stabförmige Tetraden senkrecht zur Teilungsebene stehen, gerecht zu werden, nimmt er nun an, daß die nebeneinanderliegenden verschiedensten Tetradenbilder in eine Reihe gehören, wie sie das nebenstehende Schema zeigt. Anfangs querliegende Tetraden werden durch den in der

Mitte nach beiden Seiten wirkenden Zug ganz allmählich so auseinandergezogen, daß eine Figur entsteht, die aus zwei aufrechten, in der Mitte noch etwas verschmolzenen Stäben besteht. An diesen erst spielt sich die eigentliche Durchtrennung, die nach dem Längsspalt geschieht, ab. (Textfig. 3.) Einzuwenden ist gegen diese, von vornherein recht gezwungene Erklärung einmal, daß der Gang der Tetradenentwicklung uns belehrt hat, daß der frühe Längsspalt entweder in gerader Linie oder in einer Doppellinie, die durch Knickung entstand, durch die Tetraden zieht, daß also auch, wenn nach dieser Linie geteilt würde, die Figuren der Teilung keine einheitlichen sein könnten, wie dies Mc Clung annimmt. Eine weitere Forderung dieser Annahme, daß es Ausgangsstadien gibt, in denen alle Tetraden senkrecht zu den Spindelfasern stehen, ist nie verwirklicht. Nach Mc Clung müßten alle parallel zu den Fasern stehenden Tetraden in ihrer Mitte eine Einkerbung aufweisen, unsre Figuren belehren uns, daß im Gegenteil völlig einheitliche Stäbe in dieser Stellung sehr häufig sind, die also nicht auf Mc Clungsche Weise entstanden sein können. Ebensowenig stimmen mit dieser die Tetraden überein, die quer liegen, nicht in der Mitte, sondern an einem Ende von den Fasern erfaßt werden und durch einfaches Aufklappen, entsprechend ihrer Entstehung durch Umklappen, von einander getrennt werden.

In anbetracht von alledem müssen wir die Mc Clungschen Versuche, eine einheitliche Auffassung der Figuren der ersten Reifeteilungen zu gewinnen, als mißglückt zurückweisen und dabei bestehen, daß diese nur herbeigeführt werden kann, wenn man dieselben in Beziehung setzt zu ihrer Genese und hierbei besonders zu der die Chromosomen trennenden Achse.

Natürlich fällt damit auch die Angabe über die zweite Reifeteilung, die nach dem Querspalt teilen, also die Reduktion von Chromosomenindividuen vollziehen soll.

Was nun zum Schluß die Darstellung de Sinétys betrifft, so glauben wir auch in ihr keine gegen unsre Auffassung zeugenden Angaben zu finden. Er beschreibt wie wir einen Längsspalt, den er wie Mc Clung in ein Spirem verlegt, obwohl seine Bilder eindeutig für ein nicht als solches erkanntes Bukettstadium sprechen, erklärt aber die Figuren, die wir durch umklappen entstehen ließen, durch das Auftreten eines zweiten Längsspaltes; trotzdem gibt er hierzu Abbildungen, die ebenso oder mehr beweisend sind, für die oben für *Oedipoda* geschilderte Bildungsweise. Schon Korschelt-Heider (1902) haben das erkannt, wenn sie schreiben: »Man wird freilich beim An-

blick seiner Bilder . . . den Eindruck gewinnen, daß sie von denjenigen Autoren, welche eine Längs- und Querteilung annehmen, mit gleichem Rechte für ihre Auffassung in Anspruch genommen werden dürften«. Die beiden Teilungen sind somit nach DE SINÉTY Längsteilungen, keine der beiden würde zu einer Reduktion führen. »Wer auf dem Standpunkt der Reduktionsteilung steht, würde freilich auch den letzteren Bildern (den Reifeteilungen) eine dieser abweichenden Fassung entsprechende Deutung geben« sagen KORSCHELT-HEIDER weiterhin.

Dazu kommt noch, daß in einem speziellen Fall (*Forficula*) DE SINÉTYS Beschreibung nachgeprüft wurde (ZWEIGER 1906) und zu einer Korrektur in unserm Sinne geführt hat.

7. Das accessorische Chromosom während der Tetradenbildung und der Reifeteilungen.

Während wir während des Leptotän- und Pachytänstadiums an dem accessorischen Körper eine Reihe interessanter Phänomene zu schildern hatten, verhält er sich während der Tetradenbildung überaus einfach. Wir haben bereits berichtet, daß nach der Auflösung des Bukettstadiums das Chromosom in wenig regelmäßiger Form meist an der Membran liegt und daß höchstens noch ein Plastinnucleolus ihm anliegt, der erschöpfte Rest des ursprünglich chromatischen Teilproduktes des accessorischen Chromosoms. Dieser geht zugrunde, und das accessorische Chromosom, das anfangs mit noch zwei spitz auslaufenden Enden der Membran angeschmiegt war, bekommt mit dem Fortschreiten der Tetradenbildung eine regelmäßige Begrenzung. Es nimmt die Form eines Cylinders mit stumpfen Enden an (Fig. 41, 44).

Extrahieren wir auf solchen Stadien die Eisenhämatoxylinpräparate stark, so daß die Tetraden zu blassen Gebilden werden, so können wir konstatieren, daß das accessorische Chromosom, das entsprechend seiner viel bedeutenderen Dichte die Farbe viel fester hält, nun einen deutlichen Längsspalt besitzt (Fig. 44). Ein gleicher Spalt wird von MONTGOMERY (1905) und von OTTE (1907) angegeben. in letzterem Falle (*Locusta*) erweist er sich allerdings nicht als echter Längsspalt, wenn wir seine Entstehung verfolgen. In den vorhergehenden Stadien ist das accessorische Chromosom als langer Faden ausgebildet, der sich allmählich U-förmig umbiegt, so daß beide Schenkel dicht aufeinanderzuliegen kommen. Der Spalt stellt also keinen Längsspalt, sondern den durch das Zusammenklappen bedingten

Zwischenraum dar. Otte scheint es übrigens entgangen zu sein, daß das gleiche Verhalten, das für die spätere Konstatierung der Teilungsachse natürlich von Wichtigkeit ist, bereits von de Sinéty (1901) in völlig analoger Weise für *Orphania denticauda* beschrieben wurde (Fig. 108, 107, 110). (Siehe hierzu den Anhang der vorliegenden Arbeit.)

Von einer ähnlichen Auffassung kann bei unserm Objekte nicht die Rede sein. Wenn man an die vielen Fälle denkt, wo in einem Spirem lange vor der Teilung ein Längsspalt auftritt, so erscheint auch die vorliegende Tatsache wenig auffallend.

Mittlerweile schreitet der Ausbildungsprozeß der normalen Tetradenchromosomen fort, dessen Abschluß das accessorische Chromosom auf kurze Zeit unsern Blicken entzieht. Die größeren Tetraden gleichen ihm, wenn sie scharfe Konturen bekommen haben, vollständig, so daß man sie in den Äquatorialplatten nicht trennen kann. Nur die Zählung der Chromosomen (11+1) gibt Aufschluß von dem Vorhandensein (Fig. 48).

Wir haben die erste Reifeteilung im vorhergehenden als eine echte Reduktionsteilung beschrieben, die die Chromosomenindividuen nach ihrer queren Begrenzungslinie von einander trennt. Auch das Verhalten des accessorischen Chromosoms entspricht diesem Teilungsmodus und ist ein indirekter Beweis für die Richtigkeit unsrer Auffassung. Fig. 49 zeigt uns eine Spindel der ersten Reifeteilung von der Seite gesehen. Das accessorische Chromosom liegt nicht mehr in einer Ebene mit den übrigen Chromosomen; es ist ihnen schon bedeutend dem einen Pol zu vorausgeeilt, von dem eine Spindelfaser zu ihm zieht. Für die später aufzuwerfende Frage nach der Chromosomennatur ist dieses Erfaßtwerden von einer Spindelfaser von großer Bedeutung. Das Resultat dieser unipolaren Verbindung ist die ungleiche Verteilung des Körpers auf nur eine Tochterzelle. Fig. 61 führt uns den Abschluß des Prozesses vor. Weitere Beweise werden die Zahlenverhältnisse in den Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung zu erbringen haben.

Mit dieser ungleichen Verteilung sind wir bei einer Erscheinung angelangt, die für die Heterochromosomen überhaupt typisch ist und die es vor allem war, die diese Körper so rätselhaft gemacht hat. Jede Untersuchung hat zur Auffindung dieses Vorkommens geführt, sei es in der ersten oder in der zweiten Reifeteilung. Gewisse Ausnahmen werden uns im allgemeinen Teil noch begegnen, wo im Zusammenhang mit ihnen auch eine Erklärung dieser ungleichen Teilung gebracht werden wird.

Was den Mechanismus dieser Teilung betrifft, so sind einmal Fälle beschrieben, wo, wie im vorliegenden, von einer Seite eine Spindelfaser herantritt. Als Beispiele erwähne ich *Locusta* (Otte 1907), *Gryllus* (Baumgartner 1904; Gutherz 1906), *Syrbula* (Montgomery 1905). Mit Ottes Auffassung, daß das Chromosom von einer Mantelfaser erfaßt wird, stimme ich nicht überein. Unsers Erachtens liegt es näher, die Faser für eine gewöhnliche Centralspindelfaser zu halten. Da die entgegenwirkende Kraft fehlt, die normalerweise den Spannungszustand der Äquatorialplatte bedingt und die Richtung der dazugehörigen Faser des andern Pols bestimmt, so weicht naturgemäß die Centralspindelfaser etwas nach außen und gerät so in den Bereich der Mantelfasern. Wird doch in den Spermatogonien die Teilung des gleichen Körpers auch durch Centralspindelfasern bewirkt. Auch der Angabe von Gutherz, daß die kurze Faser des accessorischen Chromosoms dicker ist als die langen der normalen Chromosomen, die deshalb von Wichtigkeit ist, weil sie als eine Stütze für eine Kontraktionstheorie der Zugfasern benutzt werden könnte, kann ich nicht beistimmen. Auch ich war anfangs versucht, die Faser für dicker zu halten, habe mich aber durch genaues Studium überzeugt, daß dies eine optische Täuschung war, die auf der völligen Isolation der Faser und auf dem Kontrast mit den umgebenden viel schwächeren Mantelfasern beruhte.

Neben dieser Art der Verteilung existiert noch der beachtenswerte Modus, daß das fragliche Chromosom ohne jede Beziehung zum Teilungsapparat im Plasma liegt und trotzdem in eine der Tochterzellen überwandert. de Sinétys Figuren Taf. III, 110 und IV, 137 illustrieren das bei *Orphania* (Locustidae) und *Nemobius* (Gryllidae) in eindeutiger Weise.

Eine dritte, bis jetzt noch zu wenig studierte Form stellt die bei *Leptynia* und andern verwandten Phasmiden beobachtete Verklebung eines normalen Chromosoms mit den accessorischen dar (de Sinéty [1901], Mc Clung [1905]).

In dem Ruhekern zwischen den zwei Reifeteilungen finden wir das accessorische Chromosom natürlich auch wieder, es verändert seine Gestalt nicht sehr. In dem Knäuel, der nach dessen Auflösung zur zweiten Reifeteilung, sich allmählich zur Äquatorialplatte entwickelt, geht es in der Regel der Beobachtung verloren. Wenn wir aber die fertigen Äquatorialplatten einer Zählung unterwerfen, so konstatatieren wir gemäß der ungleichen Verteilung solche mit elf und mit zwölf Chromosomen (Fig. 66, 67). Entsprechend der Längsteilung,

die diese erleiden, wird auch das accessorische längs geteilt. Fig. 70 zeigt die auseinanderweichenden Hälften. Bei einer DELAFIELD-Hämatoxylinfärbung ist das accessorische Chromosom meist etwas blasser gefärbt als die übrigen Chromosomen. Bei der zweiten Reifeteilung gelangt also das Heterochromosom in beide Tochterzellen. Von den jungen Spermatiden besitzt die eine Hälfte dasselbe, der andern fehlt es.

8. Die Spermatiden.

Eine eingehendere Untersuchung der weiteren Umwandlungen der Zelle bis zum fertigen Spermatozoon gehört eigentlich nicht in den Rahmen dieser Arbeit, die das accessorische Chromosom und die Reifungserscheinungen zu ihren hauptsächlichsten Gegenständen gemacht hat. Die Chromosomen der jungen Spermatiden zerfallen rasch zu einer immer feinkörnigeren Masse, in deren Mitte noch ein unregelmäßiger Chromatinnucleolus einige Zeit bestehen bleibt. Mit dem accessorischen Chromosom hat dieser nichts zu tun, da er sich in jeder Spermatide findet. Im Gegensatz zu vielen andern Fällen, in denen es noch längere Zeit kompakt bleibt (z. B. PAULMIER 1899), zerfällt es bei *Oedipoda* gleichzeitig mit den übrigen Chromosomen, und es läßt sich hier, wie bei allen andern daraufhin untersuchten Objekten, nur feststellen, daß es sicherlich sich am Aufbau des Kopfes der Hälfte der Spermatozoen beteiligt. Die einzige Angabe, die noch irgend etwas Spezifisches für das accessorische Chromosom bringt, bezieht sich auf *Locusta* (OTTE). Hier bleibt dasselbe noch verhältnismäßig lange mit scharfer Kontur der Kernmembran angeschmiegt, und zwar stets merkwürdigerweise genau an der Stelle, wo außen das ringförmige Centriol und der Anfang des Achsenfadens liegt. Ich habe ein analoges Vorkommen bei *Decticus* wiedergefunden und verweise auf dessen Wiedergabe (Fig. 88).

Wenn man die relativ bedeutende Größe des accessorischen Chromosoms bedenkt, so liegt der Gedanke nahe, ob nicht vielleicht wenigstens ein Größenunterschied zwischen den beiden Sorten der Spermatiden auf irgend einem Stadium der Entwicklung sich erkennen ließe. Aber auch dieses ist bei noch so großer Sorgfalt nicht der Fall. Der Konzentrationsgrad in den Köpfen der zwei Sorten muß also ein ziemlich verschiedener sein.

Die faserigen Reste der Centralspindel, die anfangs noch von der Zellplatte her allmählich anschwellend dem Kern ansaßen, lösen

sich von ihm, runden sich ab und bekommen ein homogenes Aussehen. Gleichzeitig treten an dem Pol des Kerns, an dem der Spindelrestkörper liegt, unmittelbar an der Membran zwei kleine Centriolen auf. Wenn wirklich eine Persistenz der Centriolen vorhanden ist, so müssen wir entweder eine Wanderung des Muttercentriols annehmen, oder daß der Kern mit den daranklebenden Spindelfasern eine Drehung macht, wofür die S-förmige Figur der Fasern, die wir beschrieben, spricht.

Präparate, die zum Studium der folgenden Erscheinungen dienen sollten, wurden mit Vorteil mit Eisenhämatoxylin gefärbt, stark differenziert und mit Eosin nachgefärbt. Selbst wenn alle Mitochondrien entfärbt waren, blieben die Centriolen noch sichtbar. Die sonst allzu gefährliche Verwechslung mit Teilen des Mitochondrialapparates war so ausgeschlossen; gleichzeitig färbt das Eosin den Spindelrestkörper zu verschiedenen Zeiten verschieden, anfangs rosa, später orange und gibt dem Chromatin je nach seiner Konsistenz verschiedene violette Töne.

Weniger stark differenzierte Präparate lassen eine diffuse Verteilung der Mitochondrien im Plasma und eine besonders dichte im Spindelrestkörper konstatieren.

Von den beiden schon erwähnten Centriolen gehen feine fädige Fortsätze ins Plasma und lassen sich meist bis an die Zellgrenze nachweisen. Dort fand sich nie ein weiteres Centriol, wie dies sonst die Regel ist. In der Folge werden die Zellen bedeutend länger und stellen sich mit der von den Centriolen abgewandten Seite gegen die Follikelwand, ein schon oft beschriebener Vorgang. An den Centriolen geht währenddem eine Differenzierung vor sich. Eines von beiden nimmt an Volumen zu und wird ringförmig, wie Zellen, die es von oben zeigen, lehren. Von ihm geht ein nunmehr viel längerer und stärkerer Achsenfaden aus und durchzieht die Spermatide ihrer ganzen Länge nach. Das andre Centriol ist klein geblieben und besitzt immer noch seinen zarten Faden (Fig. 76). Bald läßt sich dieser jedoch kaum mehr wahrnehmen und das Centriol tritt eine Wanderung an, an der Membran des Kerns vom Ringcentriol weg zum gegenüberliegenden Pol. Ungefähr in der Mitte finden wir es Fig. 77, die uns gleichzeitig mit der Streckung des Spindelrestkörpers entlang den Achsenfaden bekannt macht.

Während nun der größte Teil des Plasmas, der Spindelrestkörper und die Mitochondrien abgestreift werden — die Abfallsprodukte finden sich in Massen am Ende der Follikel — und der

Kern bedeutend kleiner wird, scheint die Wanderung des Centriols stillzustehen (Fig. 78); wenigstens finden wir es auf diesen Stadien fast immer ungefähr halbwegs zwischen der zukünftigen Spitze des Spermiums an dem Ringcentriol als ein kleines abstehendes Stäbchen. Erst wenn der spätere Spermienkopf einen mehr birnförmigen Umriß erhält, trifft man das Centriol näher der Spitze (Fig. 79) oder schließlich genau an derselben (Fig. 80).

Mit der immer mehr fortschreitenden Verlängerung des Kerns, bzw. Kopfes schwindet das Spitzencentriol wieder und Stadien wie Fig. 81 lassen nichts mehr davon erkennen.

Ich hätte mich nicht so weit in die wie gesagt nicht hierher gehörige Spermatidenentwicklung eingelassen, wenn die Wanderung eines Centriols an die Spitze nicht neuerdings etwas in Verruf gekommen wäre. Es gilt fast als ein Axiom der neueren Forscher auf diesem Gebiete, daß, wo ein Spermium ein sogenanntes Spitzenstück (Akrosoma) besitzt, dieses von dem Idiozom (der Sphäre) gebildet wird. Dieses bläschenförmige Gebilde, das noch von der letzten Mitose herrührt, wandert genau wie unser Spitzencentriol allmählich von dem Ringcentriol weg zum entgegengesetzten Pol, um dort unter Umständen noch weitgehende strukturelle Differenzierungen zu erleiden. Mc Gregor (*Amphiuma*, 1899), Moore (Selachier, 1896), Meves (*Salamandra*, 1894), v. Lenhossek (*Mus* und *Cavia*, 1898), Otte (*Locusta*, 1907) und viele andre beschreiben dies und verdrängen frühere Angaben, die sich auf Echinodermen, Insekten und einige andre Formen bezogen und in unserm Sinne lauteten (Field 1895, Prenant 1888, Julin 1893, Wilcox 1895, Platner 1889). Auch Korschelt-Heider spricht den Angaben dieser Autoren die Berechtigung ab, ohne daß dies nach unsern Befunden bei *Oedipoda* in so apodiktischer Weise berechtigt erscheint.

Die weitere allmähliche Ausbildung der Zelle zum definitiven Spermatozoon bietet nichts Besonderes.

II. Die Ovogenese von Gryllus.

1. Material und Methoden.

Zur Untersuchung der ersten Vorgänge der Eibildung sind nur Tiere zu gebrauchen, die noch nicht völlig ausmetamorphisiert haben. Bekanntlich überwintern nach einigen Häutungen die im Juni und Juli erzeugten Grillenlarven in Erdgängen, machen die letzten

Häutungen im Frühjahr durch und werden etwa Anfang Juni geschlechtsreif. Während zum Studium der Spermatogenese diese Tiere fast völlig ausreichen, ist dies inbezug auf die Ovogenese wie gesagt nicht der Fall (das gleiche gilt übrigens für die meisten Orthopteren). Die Tiere wurden also im August und September gefangen und boten so eine Reihe von Entwicklungsstadien des Ovars zur Untersuchung. — Außerdem wurden geschlechtsreife Tiere in Terrarien gezogen, um auf diesem Wege noch jüngere Tiere und Material von Eiern zu bekommen. Während die Untersuchung der Reifungs- und Befruchtungserscheinungen infolge der überaus großen Schwierigkeiten, die der Orthopterendotter und das resistente Chorion der Eier der Fixierung und Zerlegung in brauchbare Schnitte entgegensetzen, bis jetzt zu keinen Resultaten gelangt ist, gelang die Zucht junger Grillen aus den Eiern vorzüglich.

Als Konservierungsmittel wurden die bereits oben für *Oedipoda* angeführten verwendet; auch in bezug auf die Färbungen sei, um Wiederholungen zu vermeiden, darauf zurückgewiesen.

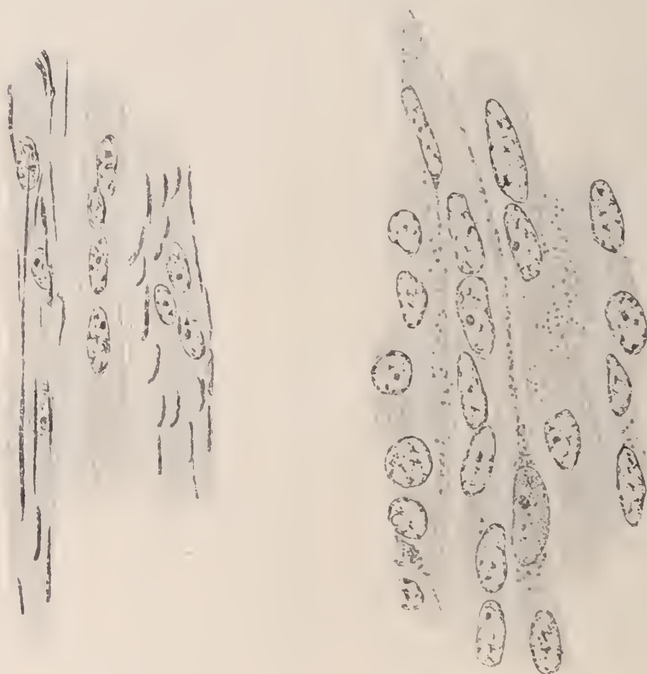
2. Der Bau des Ovariums.

Der Bau des Ovariums ist übersichtlich und erleichtert ein Studium der aufeinanderfolgenden Stadien. Wie es schon für sehr viele Insekten geschildert wurde, z. B. in völlig übereinstimmender Weise von Mc Gill (1906) für Libellenovarien oder von J. Gross (1903) für eine ganze Reihe von Insekten, beginnt das Ovar mit einem langen und dünnen Aufhängefaden, der sich aus einer Anzahl schlanker Zellketten zusammensetzt, dem Endfilament der Autoren. Wir haben ein solches isoliert gezeichnet (Fig. 93). Während die Kerne am distalen Ende des Fadens unregelmäßige Formen besitzen und meist zu zweien oder dreien nebeneinanderliegen, folgt mit großer Regelmäßigkeit darauf jedesmal eine Zone, wo ein Kern hinter dem andern liegt und entsprechend dem geringen, runden Querschnitt des Fadens eine langgestreckte, cylindrische Form nimmt. Diese Zone ist in der Regel viel länger entwickelt als in der diesbezüglichen Figur. Durchweg schließt sich daran eine Anschwellung des Fadens an, die ihre Ursache in der regen Kernvermehrung hat, die mit einem Male hier einsetzt. Die Folge dieser Teilungen ist ein wahres Drängen der Kerne und eine unverhältnismäßige Plasmaarmut der Region. Der Mitose aus dieser Gegend gehören die Fig. 94 bis 98 an. Die Äquatorialplatte gestattet infolge der Ver-

klumpung der Chromosomen keine Zählung derselben. Anaphase und Telophase weisen nichts Besonderes auf.

Um die Teilfäden des Endfilamentes wird ein interessantes Faserstützsystem ausgebildet, das Gross, der eine kurze Schilderung der Morphologie des Grillenovars gibt (1903), entgangen ist. Mit Eisenhämatoxylin lassen sich starre, solide Fasern darstellen, die rings

Textfig. 3.



Endfaden eines Ovariums von *Gryllus campestris*. Ausbildung der Stützfäden.

um die Fäden ihnen entlang ziehen (s. Textfigur 3). Das Studium ihrer Entstehung lehrt, daß sie in besonderen Zellen gebildet werden, die an den beiden Polen des ovalen Kerns körnige Granulationen aufweisen. Der Plasmaleib der Zelle ist spindelförmig, und in den langen Ausläufern derselben ordnen sich die granula hintereinander an. Ein allmähliches Dichterwerden und Aufschließen derselben bringt endlich einen kontinuierlichen Faden zustande (s. Textfigur 3). Analoga zu einer solchen Bildung fibrillärer Strukturen bietet die Literatur in Menge. Als zwei besonders schöne seien die Ergebnisse

Flemmings über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen (1897) und Godlewskis über die der Muskelfibrillen (1900) angeführt. —

Auf die Endfilamentzellen folgen Ovogonien; von dieser Stelle an schwillt jeder Faden und damit das ganze Organ beträchtlich an, so daß es etwa die Form einer Zwiebel bekommt. Die Größe und Zahl der Ovogonien und das allmählich sich steigernde Wachstum der Eier ist daran schuld.

Aus Gründen, die erst in der Folge ersichtlich sein werden, haben wir das Filament so eingehend geschildert. Ebendeshalb müssen wir uns auch noch mit der Frage nach den Beziehungen zu den Ovogonien beschäftigen. Ist das Endfilament ein keimbereitendes Organ oder nicht? Während die älteren Autoren auf Grund von Ovarien, bei denen beide Teile offenbar ohne jede Grenze kontinuierlich ineinander übergehen, der Ansicht waren, daß sich die Ovogonien aus den Endfilamentzellen herleiten lassen, und z. B A. Brandt (1878) gerade auf Grund der Kenntnis des Grillenovariums dafür eintritt, bestreiten dies die neuen Untersuchungen auf das entschiedenste. Einmal sehen zahlreiche embryologische Forschungen in den Endfilamentzellen Epithelzellen und geben ihnen den gleichen Ursprung wie diesen, und ferner besteht eine Hauptstütze ihrer Ansicht in dem häufigen Vorkommen querer Scheidewände zwischen beiden Teilen, die von einer Tunica propria gebildet werden. Allerdings tritt diese Scheidewand in vielen Fällen erst im fertigen Ovar auf! Manchmal aber ist gar nichts davon zu finden (so bei *Gryllus* nach Gross). Aus solchen Gründen entscheidet sich auch J. Gross (1903) auf Grund einer ausgedehnten Untersuchung dahin, daß Endfilament und Keimzone nichts miteinander zu tun haben, und wir müssen uns, da uns eigene Beobachtungen nicht zu Gebote stehen, dieser herrschenden Ansicht anschließen[1]).

3. Die Ovogonienteilungen.

Wir würden keine so eingehende Darstellung des Endfilaments gegeben haben, wenn es nicht für die nun zu schildernden Ovogonien von großer Bedeutung wäre, ob sie von diesem abstammen oder nicht. Die Ovogonienkerne sind viel größer als die des Filamentes, und während diese als einziges Charakteristikum einen sehr großen echten Nucleolus aufweisen, begegnen wir in jenen einer merk-

---

[1]) Mc Gill (1906) leitet in ihrer Libellenovogenese die Keimzellen von den Endfilamentenzellen ab.

würdigen Differenzierung des Chromatins. An der Kernmembran liegt eine chromatische Kappe, wie ein dünner häutiger Belag. Querschnitte zeigen ihn halbmondförmig, Ansichten von oben als ansehnliche, stets stark vacuolisierte Platte mit unregelmäßig ausgefransten Rändern (Fig. 99—103). Der übrige Kernraum ist von einem mehr oder minder aufgelösten Chromatingebälk durchzogen, je nach dem Grade, in dem es sich zu den folgenden Teilungen rüstet. Häufig kommt es vor, daß der Körper sich in zwei ungleiche Teile teilt, die dann während des ganzen weiteren Schicksals getrennt bleiben. Im Plasma, das von Zellgrenzen nur recht wenig aufweist, finden sich feingranulierte Mitochondrien.

Da wir uns, wie wir oben auseinandergesetzt, auf den Standpunkt stellen, daß diese Zellen nicht von den Endfilamentzellen abstammen, und da der chromatische Körper sich in allen Ovogonien findet, ohne daß irgendwo von einer Art Entstehung etwas zu beobachten ist, müssen wir ihn als einen wesentlichen Bestandteil der Geschlechtsdrüse ansehen. Die Schilderung seines Verhältnisses zu den Ovogonienteilungen wird diese Ansicht bestätigen.

Schritt für Schritt lassen sich die Veränderungen des Chromatins vor der Mitose beobachten. Eine allmähliche Konzentrierung des Chromatins an einigen Punkten des achromatischen Gerüstes führt schließlich zu einer Menge bereits wohl ausgebildeter Chromosomen mit scharfen Konturen. Ein genaueres Zusehen lehrt uns, daß wir es mit Tetraden zu tun haben. Die Chromosomen sind bald in die Länge gestreckt, mit stumpfen Enden und einem deutlichen Querspalt, bald ist ein Längsspalt zu sehen, bald regelrechte kreuzförmige Tetraden. So merkwürdig dieses Vorkommen in Ovogonien auch ist, wurde es doch von GIARDINA (1901) bereits für *Dytiscus* beschrieben. Der Chromatinkörper ist inzwischen kompakter geworden, die Vacuolen sind wenigstens teilweise geschwunden. Er ist von der Wand in das Innere des Kerns gelangt, wo er, meist mehr abgerundet, bis zur Auflösung der Membran verharrt.

In Fig. 107, die ein typisches Situationsbild der gegenwärtig behandelten Zone des Eistrangs darstellt, liegen unmittelbar hinter den letzten Kernen des Filaments zwischen zwei der Teilung vorausgehenden Zellen mit dem wandständigen Körper zwei Mitosen, die uns mit dem folgenden bekannt machen sollen. Die eine, auf dem Monasterstadium, zeigt, von der Seite gesehen, die Chromosomen, deren Längsachse parallel den Spindelfasern liegt, und eine tonnenförmige Centralspindel. Der accessorische Körper, wie wir

das fragliche Chromatingebilde einstweilen nennen wollen, liegt etwas im Bogen um die Äquatorialplatte herum, an deren Peripherie und zeigt keinerlei Beziehungen zu den Spindelfasern. Er erscheint nun solid, an beiden Enden — an dem einen allmählich, an dem andern ziemlich plötzlich — spitz auslaufend. Im Plasma begegnen wir feinstaubförmig verteilten Massen von Mitochondrien, die rings um die Spindel gelagert sind.

In der Folge werden die Chromosomen quer durchgeteilt und was das Wichtigste ist, der Chromatinkörper rückt nach dem einen Pol. Die nebenliegende Anaphase illustriert dies. An einem Pol liegt der hier ausgebuchtete Körper, der andre weist nichts dergleichen auf. Den Verbindungsfasern sind dichte chromatische Massen eingelagert, die nach der Mitte zu am dicksten sind und nach den Polen allmählich auslaufen. Sie sind als Reste bei der Chromosomenteilung aufzufassen, als Abfallsprodukte, ähnlich den Zellplatten.

Daß es sich in dem ungleich zur Verteilung gelangenden accessorischen Körper um ein recht nieder organisiertes Gebilde handelt, beweist die große Variabilität seiner Form und Konsistenz bei dieser Mitose. Fig. 111 zeigt ihn in einer ähnlichen unregelmäßigen Form, die Fig. 108 jedoch als einen ovalen Nucleolus mit zwei Vacuolen, wie er bereits einem Pol genähert ist. Auch hier nimmt er keinerlei Anteil am Aufbau der Spindel und steht in keiner Beziehung zu den Spindelfasern. Dieses Bild erinnert in hohem Grade an die Fälle, wo das Kernkörperchen bei der Reifeteilung von Eiern lange Zeit neben der Spindel erhalten bleibt, wie dies beispielsweise Obst (1899) für *Limax*, Boveri (1890) und Häcker (1899) für *Echinus microtuberculatus*, Korschelt (1895) für *Ophryotrocha* schildern. Das Schicksal ist jedoch ein völlig verschiedenes von dem dieses Nucleolus, der ins Plasma gestoßen wird und dort zugrunde geht. Von oben gesehen bietet die Äquatorialplatte ein verklumptes Bild, ähnlich dem der Endfilamentmitosen, das keine Zählung gestattet. An der Peripherie ist natürlich stets der accessorische Körper zu finden. Ist dieser im Ovogonium in zwei Teile zerfallen, so finden sich auch in der Mitose die beiden Nucleoli (Fig. 110). Auf das Stadium der Anaphase, das die Chromosomen noch wohlerhalten zeigt, folgt in der Telophase zu Beginn der Kernrekonstruktion eine eigenartige unregelmäßige Verschmelzung der Chromosomen. Leider sind Zellen in diesen Stadien, die in verschiedener Hinsicht sehr wichtig sind, überaus selten. Während Monasterstadien sich zahlreich finden, scheint die Neubildung der Tochterkerne überaus rasch

vor sich zu gehen. Zunächst wird von den Chromosomen ein Wabenwerk gebildet, das auf eine ziemlich flüssige Konsistenz derselben hinweist. Dabei können die beiden Tochterkerne durch eigentümliche fädige Fortsätze noch miteinander in Verbindung stehen (Fig. 112). Inwieweit diese Fäden noch von den Chromosomen eingezogen werden und wie viel von ihnen abgestoßen wird und bei dem Aufbau der Zellplatte Verwendung findet, läßt sich schwer entscheiden. Wissen wir doch über die Bedeutung der Chromatinteilchen, die sich fast bei jeder Mitose zwischen beiden Tochterplatten finden, nur sehr wenig. Die große Variabilität auch innerhalb des einzelnen Falles spricht allerdings sehr dafür, daß es sich meist um unwichtige Begleiterscheinungen handelt. In dem verbindenden Faserband ist wie gewöhnlich eine allmähliche Verdichtung infolge der Einschnürung in der Mitte zu konstatieren, die zur Folge hat, daß die anfangs lockere und breite Zellplatte klein und dicht wird.

In Fig. 115 ist dieses Stadium erreicht. Die Tochterchromosomen lockern sich bereits zu einem Knäuel, der accessorische Körper liegt unmittelbar über dem einen Tochterkern.

Den nächsten Moment in den Präparaten zu finden, gelang nicht. Es fanden sich nie Kerne, die noch die Andeutung einer eben stattgehabten Teilung aufwiesen und bereits eine Membran besaßen. Die Kerne befanden sich vielmehr immer bereits im Ruhestadium und wiesen den accessorischen Körper in ihrem Innern auf, soweit es sich um Ovocyten handelte. Daraus und aus den eben geschilderten Tatsachen von der Wanderung des accessorischen Körpers nach einem Pol, eines Körpers, der nie auch nur die leiseste Andeutung auffinden ließ, daß er sich teilen könne, was bei seiner Strukturlosigkeit auch kaum denkbar wäre, dürfen wir schließen, daß derselbe tatsächlich nur in einen Tochterkern gelangt, und zwar in die Ovogonie. Denn das andre Teilprodukt muß notwendig eine Zelle ohne den Körper sein, also eine von den kleineren, indifferenten Zellen, die überall zwischen den Ovogonien liegen und teils, wie noch geschildert werden wird, degenerieren und als Nährzellen, fungieren, teils an der Bildung der Follikel sich beteiligen.

Da sich ab und zu Mitosen finden, bei denen sich der accessorische Körper zwar beteiligt, die Chromosomen aber beträchtlich kleiner sind (Fig. 113, 114), müssen wir schließen, daß verschiedene solche differenzierende Teilungen stattfinden, doch können wir nach dem Bau des Ovariums hierüber keine so exakten Angaben machen, wie dies Giardina (1901) gelungen ist, der der Gewährsmann für

das einzige in der Literatur sich findende Analogon ist, den bekannten Chromatinring in den Ovogonien von *Dytiscus*.

Auch er fand an der Stelle, wo der Endfaden aufhört, größere Zellen, Ovogonien, denen, wie bei *Gryllus*, im Gegensatz zu den Filamentzellen Nucleolen fehlen. Ihre Vermehrungsteilungen bieten zunächst nichts Besonderes. Die vier letzten Teilungen dieser Ovogonien dagegen unterscheiden sich von den vorausgehenden. Das Chromatin differenziert sich vorher in zwei Teile, ein Teil verdichtet sich an einer Seite des Kerns und überzieht von da wie eine Haut, die der Membran angeschmiegt ist, den übrigen freien Raum des Kerns, in dem die etwa 40 allmählich sich ausbildenden Chromosomen liegen. Diese unorganisierte Masse wird bei der nun folgenden Mitose homogen und reich vacuolisiert, ihr Volumen etwas reduziert. Nach der Ausbildung der Spindel liegt sie als ein völlig geschlossener Ring um die Äquatorialplatte. Als solcher rückt sie nach einem Pol und gelangt in einen Tochterkern, der andre geht leer aus. Diese differenzierende Teilung wiederholt sich noch dreimal, so daß das Endresultat 16 Zellen sind, von denen nur eine den Ring erhielt; die 15 andern sind die rosettenförmig angeordneten Nährzellen, die mit der Geschlechtszelle noch in Zusammenhang stehen.

Die Parallele mit unsrer Schilderung liegt auf der Hand. Die ungleiche Verteilung, die Vacuolisierung des Körpers, die Art, wie er während der Ruhe des Kerns der Membran anliegt, entsprechen völlig dem Verhalten des accessorischen Körpers bei *Gryllus*, nur daß bei *Dytiscus* alle diese Merkmale gesteigert und mehr in die Augen springend erscheinen[1]). Auseinandergehen die Angaben über das Auftreten des Körpers. Giardina läßt die Differenzierung der zwei Chromatinsorten erst vor den differenzierenden Teilungen erfolgen. Bei *Gryllus* geht unsre Ansicht dahin, daß auch in frühen Ovogonien der Körper sich findet, da wir eine Abstammung der Ovogonien von Endfilamentzellen, besonders in Hinsicht auf die diesbezüglichen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ablehnen zu müssen glaubten. Würden sich die Geschlechtszellen jedoch vom Endfilament ableiten, dann wären auch wir gezwungen, eine Entstehung des accessorischen Körpers de novo anzunehmen, und die Übereinstimmung mit Giardina

[1]) Der Liebenswürdigkeit, mit der mir Herr Dr. R. Goldschmidt und Herr Ruhwandl diesbezügliche Präparate überließen, verdanke ich die eigene Anschauung dieser Vorgänge, die mich in dieser Überzeugung nur bestärkt hat.

erstreckte sich auch auf diesen Punkt. Leider sind dessen Angaben gerade über die Entstehung der Differenzierung im Kern reckt lückenhafte!

4. Das Bukettstadium und die Tetradenbildung.

Nach der letzten Vermehrungsteilung lösen sich die Chromosomen rasch im Reticulum auf. Das Chromatin, das anfangs dichte Centren im Gerüst gebildet, verteilt sich überall im Kern und erfüllt ihn schließlich in einem feinen Netz. Hier handelt es sich zunächst zweifellos um ein Kernnetz und nicht um ein Spirem. Außerdem findet sich der bewußte Chromatinkörper bald an der Membran, bald mehr in der Mitte des Kerns liegend, unter Umständen in zwei Stücke zerfallend. Er scheint sich zum Teil an dem allmählichen Aufbau des Netzwerks zu beteiligen, wenigstens sind oft feine chromatische Fäden zu beobachten, die von ihm ausgehen. Wenn aus dem Netzwerke sich nun Schritt für Schritt einzelne Fäden herausbilden, erscheinen diese Beziehungen etwas deutlicher. Auf Stadien, wie Fig. 117 eines wiedergibt, besteht sogar eine gewisse Orientierung der Fäden nach ihm hin. Diese werden immer schärfer umrissen und erfüllen schließlich den ganzen Kern mit einem wirren Knäuel, in dem wir nun individualisierte Fäden annehmen müssen (Fig. 116—118).

Unter diesen tritt bald die Tendenz auf, sich polar anzuordnen, und zwar nach dem dem accessorischen Körper entgegengesetzten Pol. Eine wechselnde Zahl dünner Fäden zieht von diesem durch den immer freier werdenden Kernraum zu dem Knäuel (Fig. 119). Ob es sich hier bloß um allmählich sich lösende mechanische Verklebungen handelt, oder ob dabei eine Substanzabgabe vor sich geht, möchte ich nicht entscheiden. Der Körper selbst ist vor- und nachher etwas vacuolisiert. Tatsache ist, daß sich diese Beziehungen immer nur während der Bildung des leptotänen Bukettstadiums, denn um die handelt es sich ja hier, beobachten lassen; auf Stadien, wo man von einer definitiven Ausbildung desselben reden kann, ist hiervon nichts mehr zu konstatieren.

Hingegen hat dann der accessorische Körper andre interessante Wandlungen durchgemacht, die wir jetzt besprechen müssen. Fig. 120 zeigt ein frei im Kern aufgehängtes Bündel von Schleifen, die nach dem Pol orientiert sind, an dem im Plasma überaus dichte Mitochondrienmassen auftreten. Die Schleifen sind noch dünn, wenn auch nicht so zart wie im Stadium des Knäuels; von einem Längsspalt ist noch nichts zu sehen. Der accessorische Körper aber schickt nach

diesem Pol einen fein auslaufenden Fortsatz. Von der Seite gesehen bietet er ein andres Bild als von der Fläche (Fig. 122, 125). Wir müssen ihn uns als einen platten, schildförmigen Körper vorstellen, der der Membran großenteils anliegt. Nach der Polseite hin verjüngt er sich mehr oder minder plötzlich (Fig. 126). Die Folge dieses Vorganges ist der Verlust an chromatischer Substanz, der sich in verschiedener Weise äußern kann. Die Regel ist, daß der Körper stark vacuolisiert wird. Nach allen Seiten ist er dann von relativ großen Bläschen durchsetzt, die ihm ein traubiges Aussehen geben (Fig. 125, 127), oder aber es wird die ganze chromatische Masse in runde Körner geformt, die einer nun sichtbar werdenden achromatischen Unterlage aus Nucleolarsubstanz eingebettet sind. Eine dritte Möglichkeit stellt der Fall dar, daß am stumpfen Ende eine achromatische Partie mit Eosin oder Bleu de Lyon sich färben läßt (Fig. 129, 120).

Wir haben es also hier mit einem Vorgang zu tun, der völlig übereinstimmt mit dem von Wassilieff (1907) bei *Blatta* und von mir im vorhergehenden bei zahlreichen andern Orthopteren beschriebenen Abströmungszustand des accessorischen Chromosoms! Hier wie dort der Fortsatz nach dem Pol, die Vacuolenbildung, das gleichzeitige Auftreten einer Mitochondrienmenge im Plasma. In einem Fall macht diesen Prozeß ein organisiertes Chromosom durch, im andern eine unorganisierte Chromatinmasse. Die Schlüsse, die wir aus dieser Parallele ziehen müssen, werden sich im allgemeinen Teil finden. Daß wir in diesen Vorgängen den Austritt von Chromatin ins Plasma sich abspielen sehen, haben wir bei der Behandlung des accessorischen Chromosoms während des Bukettstadiums bereits ausführlich auseinandergesetzt. Es sei hier bei diesem besonders eindeutigen Fall noch einmal darauf zurückgewiesen.

Man beachte, wie in Fig. 122 der massige, völlig vacuolisierte Körper einen überaus feinen Fortsatz aussendet, der genau bis zu der Stelle zu verfolgen ist, wo die Chromosomenschleifen sich vereinen! Wenn der Körper auf dem Ovogonienstadium in zwei Komponenten zerfiel, so finden sich diese während des Bukettstadiums wieder. Ob beide dann einen Abströmungsfortsatz bilden, kann ich nicht mit Sicherheit angeben. Ausgeschlossen ist es z. B. nach Fig. 124 keineswegs.

Während dieser Vorgänge am accessorischen Körper schreitet zunächst die Verdichtung der Schleifen nach dem Pol zu fort. Sie erreicht ihren Höhepunkt in Fig. 121 und 116, wo wir einen dichten, tiefschwarzen Knäuel vorfinden, in dem bei geringer Differenzierung

kaum etwas von dem Aufbau aus einzelnen Fäden zu erkennen ist. Wir können dieses Stadium Synapsis nennen, wenn wir uns auch wohl bewußt sind, daß mit diesem Namen, der für die verschiedensten Verklumpungen angewendet wird, nichts weiter über die Bedeutung des Vorganges ausgesagt wird.

Aus dieser Synapsis, die ein modifiziertes Bukettstadium darstellt, geht allmählich wieder ein lockeres Bukett hervor, an dem die Vorgänge der Tetradenbildung sich abspielen. Soweit es sich konstatieren läßt, stets in der Mitte der Schleifen, also an dem von der gemeinsamen Anheftungsstelle am weitesten entfernten Punkt, tritt ein achromatischer Querspalt auf. Die Ränder dieses Spaltes sind scharf abgeschnitten und lassen eine Verwechslung dieses wichtigen Moments mit etwa zufällig gerissenen oder auch etwas ungleich granulierten Fäden mit Sicherheit ausscheiden, ganz abgesehen davon, daß die Fäden im übrigen unverletzte Konturen besitzen. An zwei Stellen ist dieser Querspalt in Fig. 123 zu finden. In dieser Zelle liegt der accessorische Körper nicht im Schnitt. Es ist überhaupt kein seltenes Vorkommen, daß derselbe durch die Fixierung oder durch das Mikrotommesser in eine unnatürliche Lage gebracht wird, unter Umständen sogar ins Plasma, was bei einem relativ so großen Körper, der ohne Zusammenhang mit dem achromatischen Gerüst an einem oft überaus feinen Faden in einem Flüssigkeitsbläschen aufgehängt ist, nicht Wunder nehmen darf.

Während des Auftretens des Querspaltes oder etwas später beginnt die Längsspaltung der Schleifen sichtbar zu werden. Wo diese günstig liegen, entspricht ein Mikrosom der einen Spalthälfte genau einem solchen der andern, wie wir dies bei *Oedipoda* auch beobachtet haben. Ebensowenig wie dort können wir hier Stützen finden für die Annahme einer parallelen Konjugation der Fäden. Schon das allmähliche Dickerwerden der Schleifen, das *Gryllus* aufweist, spricht entschieden gegen die Theorie, die das Vorhandensein dünner und dicker Fäden ohne jeden Übergang fordern muß. Auch ist der interessante Fall, daß der accessorische Körper einen etwas längeren Faden ausschicken kann, der dann auch deutlich längsgespalten wird, ein Gegenbeweis gegen die Konjugationslehre. Wo bleibt hier die Konjugationsmöglichkeit (Fig. 126)!

Immer war während der polaren Verdrängung der Chromosomenschleifen im Kernraum das Vorhandensein eines achromatischen Netzwerkes zu konstatieren.

Erwähnen möchte ich noch, daß Bilder, wie Fig. 120 in der

Literatur häufig als ein Stadium der Aufsuchung der Chromosomenenden angesehen werden, z. B. von Miss Stevens für Coleopteren: ich halte diese Vorkommnisse jedoch für Kunstprodukte, die dadurch entstanden sind, daß beim Fixieren oder Schneiden die Schleifen zerrissen wurden, wozu sie ja allerdings an dieser Stelle durch das Vorhandensein einer achromatischen Brücke besonders prädestiniert erscheinen.

Wir haben demnach für das *Gryllus*-Ovarium einen gleichen Modus der Tetradenvorbereitung angetroffen wie in der Oedipodenspermatogenese. Bezüglich der Stellung dieses Typus zu den übrigen Orthopterenangaben sei deshalb auf die dort gemachten Bemerkungen zurückverwiesen.

5. Auflösung des Buketts und Bildung des Eikerns.

Nach der Längs- und Querteilung der Schleifen geht das Bukettstadium rasch seiner Auflösung entgegen. Einzelne Schleifen trennen sich von ihrem Aufhängepunkt und liegen schon frei im Kern, andre halten länger an ihrer Orientierung fest. Das achromatische Gerüst tritt allmählich deutlicher hervor, als es während des Bukettstadiums der Fall war, und die Chromatinfäden gehen wieder Beziehungen zu ihm ein (Fig. 130—136). Den weiteren Weg zeigen die Fig. 137 bis 142. Die Tetradenchromosomen liegen willkürlich im Kern verteilt; nur hin und wieder ist an ihrer Stellung eine schwache Reminiszenz an die Periode der polaren Orientierung zu erkennen. Auch die achromatische Brücke kommt ab und zu auch jetzt noch zur Beobachtung. Während nun aber auf die diesen völlig entsprechenden Bildern, die ich von *Oedipoda* beschrieben, eine fortgesetzte Verkürzung der Chromosomenfäden folgt, die dort zur Bildung definitiver Tetraden führt, geht hier in der Ovogenese der Prozeß in dem entgegengesetzten Sinne weiter. Die chromatischen Granulationen der Tetraden werden feiner und lockerer, zwischen ihnen tritt die achromatische Grundlage, in die sie eingebettet sind, immer deutlicher zu tage. Hand in Hand mit dieser Auflockerung geht zunächst ein Deutlicherwerden des Längsspaltes (Fig. 135), das dem häufig geschilderten Stadium des völligen Auseinanderweichens der Teilfäden entspricht (z. B. Popoff [1907] bei *Paludina*): schließlich aber erfolgt eine völlige Auflösung der Tetraden. Die achromatische Substanz nimmt an Ausdehnung zu, die granulae erscheinen in ihr völlig regellos verteilt. Zunächst sind es noch breite Bänder, die den Kern durchziehen (Fig. 136); aber auch diese lösen sich auf und zerfasern

in flockige Massen, die den Kern gleichmäßig durchsetzen. In den etwas dichteren Ansammlungen bleiben aber doch stets feine, schwach färbbare granulae zu sehen, die die letzten Reste der Tetradenchromosomen darstellen (Fig. 137, 138, 142).

Wir haben nun noch das Schicksal nachzuholen, das der seltsame Chromatinkörper währenddem erleidet, den wir verließen, als er im Bukettstadium den Fortsatz gebildet und dadurch an chromatischer Substanz verloren hatte. Er war so entweder traubig vacuolisiert oder fein granuliert worden. Mit der Auflösung des Buketts geht er seines Fortsatzes verlustig. Die Regel ist, daß er sich abkugelt und daß einzelne meist kleinere Stücke von ihm abbröckeln; zuweilen allerdings liegt er auch mit der typischen Keulenform noch lange Zeit an der Membran. Variabel wie seine Form ist seine Struktur; bei deren Deutung spielt allerdings der Grad der Extraktion eine große Rolle. Selten ist der Fall, daß er noch eine Weile vacuolisiert bleibt, wie in Fig. 131. Hier haben wir ein Gebilde, das vollkommen durchsetzt ist von Vacuolen aller Größen bis zu solchen von ganz beträchtlicher Ausdehnung, wie sie bisher nie zu beobachten waren. In der Regel treten uns einzelne tiefgeschwärzte rundliche Brocken entgegen, die sich meist bei stärkerer Extraktion an günstigen Stellen als ein Haufen runder Körner mit einem kompakten Centrum herausstellten (Fig. 132).

Einen besseren Einblick in die sich nun abspielenden Vorgänge gewährt erst die Anwendung einer Delafield-Hämatoxylin- und Eosinfärbung. Selbst bei starker Eosinfärbung behält dann noch der accessorische Körper und seine Derivate die blaue Farbe. Rundliche oder mehr lappige, an Amöben erinnernde Gebilde, die ein stets rundes Centrum besitzen, liegen im Kern; der von dem kompakten Centrum freie Teil färbt sich blasser und ist von kleinen dunkleren Kugeln vollkommen durchsetzt. Zwei kleinere Körper mit je einem kleineren Centrum können einen größeren vertreten. Gleichzeitig liegen im Kern ein oder zwei ganz schwach chromatische Nucleolen, hie und da mit einem sich plasmatisch färbenden Ring (Fig. 139, 140).

Der weitere Zerfall der Körper geht von dem Centrum aus; von diesem lösen sich immer mehr Körnchen ab, gleichzeitig schwindet die Substanz, in die sie eingelagert waren und die sie zusammengehalten hatte. Die Körner verteilen sich mehr und mehr. Anfangs liegen sie noch mehr in Gruppen beieinander, eine centrale dichtere Anhäufung ist auch noch vorhanden. Aber auch diese schwindet, und der Endzustand des Prozesses ist der, daß der in-

zwischen enorm gewachsene Kern gleichförmig von einem Liningerüst durchsetzt ist, das zwei Sorten von Granulationen aufweist, die von verschiedener Größe und verschiedener Abstammung sind. Einmal sind dies die gleichmäßig verteilten, ziemlich großen Kügelchen, in die der accessorische Körper zerfiel. Sie färben sich intensiv mit Eisenhämatoxylin im Gegensatz zu der andern Sorte, die sich nur schwach färbt, viel kleiner ist und in der ich die Reste der Chromosomen sehe (Fig. 142).

Während dieser Vorgänge ist das Plasma von den feinen Körnern des Chromidialapparates allmählich gleichförmig durchsetzt worden. Die eigentliche Dotterbildung beginnt regelmäßig in dem von dem Ausführungsgang abgewandten Teile des ovalen Eies. Irgendwo im Plasma tritt gleichzeitig ein dichter rundlicher Dotterkern auf. Eine eingehendere Schilderung der Plasmavorgänge liegt jedoch nicht im Rahmen dieser Untersuchung. Erwähnt sei nur noch, daß etwa nach dem Zerfall des Buketts eine zweite Sorte von Chromidien auftritt. Neben den feinen Körnchen liegen lange starre Nadeln, die an den Enden spitz auslaufen. Der Gedanke an Kristallnadeln, die auf künstlichem Wege entstanden sind, liegt natürlich nahe. Trotzdem erscheint er mir als abzulehnen; einmal, weil sich die Nadeln immer nur von einer gewissen Zone an finden, und ferner, weil sie häufig eine tangentiale Lage rund um den Kern einnehmen, entsprechend dem häufigen Verhalten mehr fädiger Chromidien.

Die Frage nach dem weiteren Schicksal der beiden Chromatine des Eikerns, die sich nun erhebt, kann leider heute noch nicht beantwortet werden, da, wie eingangs schon erwähnt wurde, eine Untersuchung der Reifung und Befruchtung noch nicht gelang. Ich möchte es daher auch unterlassen, an dieser Stelle mehr oder minder wahrscheinliche Vermutungen anzustellen.

Allgemeiner Teil.

1. Kernplasmarelation und Geschlechtszelle.

Wir haben eine Schilderung der morphologischen Verhältnisse gegeben, wie wir sie in der Spermatogenese der Heuschrecken und der Ovogenese von *Gryllus* angetroffen haben, und uns dabei befleißigt, theoretische Ansichten scharf zu scheiden von den beobachteten Tatsachen. Nun obliegt es uns, an der Hand dieser Tatsachen Stellung zu nehmen zu mannigfachen theoretischen Fragen. Wenn

diese Erörterungen einen etwas breiten Raum einnehmen werden, so muß dies mit dem Hinweis entschuldigt werden, daß das Studium der Geschlechtszellen in hohem Grade geeignet ist, Allgemeinvorstellungen über Plasma und Zelle zu erlangen.

Zwei verschiedene Gruppen von theoretischen Versuchen müssen wir trennen; auf der einen Seite großzügige Erklärungsversuche, die die ganze wunderliche Kette von Erscheinungen, die ein Spermatogonium oder Ovogonium durchläuft, mit einem Blick zu fassen und mit einem Prinzip zu deuten versuchen, und auf der andern Seite Theorien, die eine einzelne Erscheinung herausgreifen und zu ihrem Gegenstand machen, um ihr dann natürlich eine möglichst allgemeine Bedeutung zu erkämpfen.

Zu der ersten Gruppe können wir eigentlich nur eine rechnen, die Theorie, zu der R. Hertwig den entscheidenden Grund gelegt hat, und die von seinen Schülern, insbesondere in letzter Zeit von M. Popoff, weiter ausgebaut wurde.

Ihre Grundlage ist die Kerplasmarelationstheorie R. Hertwigs. Nach ihr bedarf die Zelle, wenn sie sich soll teilen können, einer gewissen Spannung zwischen Kern und Plasma, die in den Größenverhältnissen beider zum Ausdruck kommt. Eine rasch aufeinanderfolgende Reihe von Teilungen einer Zelle führt hierbei zu einer physiologischen Schwächung der Teilungsenergie, ein Zustand, der beispielsweise am Ende einer großen Anzahl vegetativer Teilungen in einer Ciliatenkultur auftritt — die Depression Hertwigs. Eine ebensolche Depression nimmt der Begründer dieser Lehre auch für die ganz jungen Spermatocyten bzw. Ovocyten an; hier wird sie durch die rasch aufeinanderfolgenden Teilungen der Urgeschlechtszellen herbeigeführt, die zur Folge haben, daß die Größe des Kerns im Verhältnis zum Plasma immer mehr zunimmt, bis der Prozeß seinen Höhepunkt in den unverhältnismäßig plasmaarmen Spermatocyten erreicht. Der Endzustand dieses Vorganges entspricht so der infolge gleicher Ursachen entstandenen Hyperchromasie alter Infusorienkulturen. Hier wie dort äußert sich derselbe durch eine Teilungsmüdigkeit der Zelle. Das Ruhestadium, in dem die Geschlechtszellen verharren, bevor die Wachstumsperiode beginnt, entspricht der Zeit, in der die Infusorien aufhören, zu assimilieren und sich zu vermehren, bis eine teilweise Abstoßung und Resorption des Makronucleus oder das Auftreten des Konjugationstriebes zu einer Reorganisation des Kernapparates führen und damit eine neue Teilungsperiode einleiten.

In dieses Stadium der Erschöpfung fällt bei den Geschlechtszellen das wichtige Diplotänstadium, auf dessen Erklärung es HERTWIG besonders ankam. Es fügte sich nun als eine infolge der Depression nicht völlig durchgeführte Kernteilung zwanglos in den ganzen Gedankengang. Obwohl HERTWIG nicht der erste war, der das Diplotänstadium als eine unterdrückte Teilung auffaßte, sondern neben HÄCKER (1892) und MEVES (1895) bereits WOLTERECK (1898) dies bei der Ovogenese von *Cypris* ausgesprochen hatte, war doch er derjenige, der einerseits eine physiologische Begründung beigebracht hatte und andrerseits die weiteren Konsequenzen aus dieser Auffassung zog.

Das Riesenwachstum der Eier war immer ein etwas ungeklärtes Problem gewesen und die einzige Erklärung, die man dafür gegeben hat, das Ei brauche eben Nahrungsstoffe für den neuen Organismus, keine Erklärung und nicht viel mehr als eine Umschreibung der Tatsache. Zudem hat HERTWIG mit vollem Rechte darauf hingewiesen, daß damit das vorübergehende Wachstum der Spermatocyten ungeklärt bleibe, bei denen nicht auf eine möglichst große dotterreiche, sondern eine möglichst bewegliche, also kleine Zelle, das Spermatozoon, abgezielt würde. R. HERTWIG erklärt sich nun die Wachstumsperiode der Ovo- und Spermatocyten auf die gleiche Weise wie die Bildung der Riesenzellen, durch die unterdrückte Teilung der Chromosomen im Diplotänkern. Diese ermöglicht ein Wachstum des Plasmaleibes, die Fähigkeit der regelrechten Teilung der Zelle aber ist infolge ihrer Depression genommen. Mit andern Worten: es wird eine Hilfshypotese herbeigezogen, daß die Depression in erster Linie in einer solchen eines »Teilungschromatins« liege und ein zweites »trophisches« Chromatin von dieser Depression nicht berührt werde, sondern vielmehr die Fähigkeit, sich zu vermehren und dadurch ein Wachstum des Plasmas zu befördern, beibehalte. Der Vorgang wird dadurch also den bekannten Erscheinungen völlig analog, die wir durch GERASIMOFFS Experimente an *Spirogyra* (1901) kennengelernt haben, wo durch künstliche Verdoppelung der Chromatinmenge einer Algenzelle auch eine entsprechende Volumenzunahme des Plasmas erzielt wurde.

Das sind die Grundlagen, die HERTWIG auf rein theoretischem Wege zu einer einheitlichen Auffassung der Verhältnisse gegeben hatte.

Seine Schüler (WASSILIEFF, MARCUS und vor allem POPOFF) haben diese Ansichten auf ihre Untersuchungen angewandt. WASSI-

LIEFF zunächst hat den Begriff der unterdrückten Teilung erweitert, indem er klumpige Kontraktionen, die er in jungen Spermatocyten von *Blatta* fand, tetradenähnliche Verdichtungen des Chromatins an einzelnen Punkten des Reticulums, vor der Bildung des Bukettstadiums beschrieb. Er faßt diese »Pseudotetradenbildung« (MEVES 1895), auf die eine staubförmige Auflösung des Chromatins folgt, ebenfalls als eine unterdrückte Teilung auf und schließt sich der Begründung dieser Unterdrückung an, die HERTWIG gegeben hatte. Da er eine gleiche Erklärungsmöglichkeit für das spätere Diplotänstadium mit keinem Wort erwähnt, scheint er hier mit HERTWIG nicht übereinzustimmen. Er leitet vielmehr das ganze funktionelle Wachstum des Kerns, das tatsächlich auch schon lange vor dem Auftreten des Längsspaltes auftritt, von dieser Pseudotetradenbildung ab. In der während des Bukettstadiums erfolgenden starken Mitochondrienausstoßung sieht er einen Vorgang der Regulation, der die Spermatocyten vor einer schließlich drohenden Kernhypertrophie und damit vor einer erneuten Depression bewahrt.

Gleichzeitig mit dieser Darstellung der Spermatogenese von *Blatta* veröffentlichte POPOFF (1907) seine Bearbeitung der Ovogenese von *Paludina vivipara*. Auch er steht in seinen theoretischen Ansichten völlig unter dem Einfluß der neuen Lehre, wenn auch noch eine gewisse Vorsicht in seinen Äußerungen zutage tritt. Er schließt ebenfalls aus der feinen Verteilung des Chromatins, die auf das Bukettstadium der Eizelle folgt und die dem Zustand des Kerns vor der Synapsis völlig gleicht, auf eine stattgehabte Teilungsbehinderung, schreibt jedoch: »Welcher Natur aber die Ursachen sind, welche die Auslösung der Hemmungsprozesse für die Eizelle bewirken, läßt sich vorläufig nicht beantworten«.

Ein neues Moment bringt die Arbeit in die Frage hinein, indem sie neben der Längsspaltung der Chromatinfäden des Buketts auch die darauffolgende quere Segmentierung durch einen achromatischen Spalt auf Kosten der Teilungsbehinderung setzt[1]. Es wird also die ganze Tetradenbildung und damit der Modus der Reduktion in letzter

[1] Einen Beweis für die Richtigkeit der Ansicht von der abortiven Teilung sieht POPOFF in dem tatsächlichen gelegentlichen Vorkommen dieser Teilungen. Er konnte abnormerweise in den entsprechenden Regionen einmal Mitosen mit längsgespaltenen Chromosomen finden, die mit dem Auftreten des Längsspaltes korrespondierten, und dann an Stelle der bloßen queren Segmentierung Mitosen mit Tetraden in den Äquatorialplatten.

Linie als eine Folge der Depression aufgefaßt, in die die junge Spermatocyte durch die Vermehrungsperiode gelangt ist.

Die ideenreiche Schrift des gleichen Jahres, »Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen«, bringt noch eine eingehendere Durchführung der Parallele, die wir schon zu Beginn dieser Übersicht kurz besprochen und die kurz vorher (1907) von R. HERTWIG in einem öffentlichen Vortrage »Über die Ursache des Todes« mit schwerwiegenden Gründen in überzeugender Weise vorgetragen worden war. Als ein Ausdruck der Depression werden nun auch die öfters in Spermatogonien vorkommenden maulbeerförmigen Kerne angesehen, und degenerierende Zonen, die bei *Paludina* in regelmäßigen Intervallen auftreten sollen, werden verglichen mit den rythmischen Depressionswellen der Ciliatenkulturen, die der Verfasser zum Gegenstand eingehenden Studiums gemacht hatte.

Ein weiterer Ausbau der Lehre erfolgte in jüngster Zeit durch POPOFFS »Experimentelle Zellstudien« (1908). Hier wird durch nicht hierhergehörige messende Untersuchungen bei der Teilung von *Frontonia* das Material für eine Theorie der Teilung auf Grund der Kernplasmarelationslehre beigebracht und zugleich die ganze letztere Lehre in manchen Punkten vertieft und gefestigt. Zugleich wird aber damit eine breitere Basis gewonnen für deren Anwendung auf die Klärung der Vorgänge an den Geschlechtszellen — den uns hier interessierenden Teil der Arbeit.

Das Ganze stellt den Versuch dar, in den Entwicklungsstadien der Geschlechtszellen lediglich den Ausdruck gewöhnlicher, auch im Soma überall vorkommender Wachstumserscheinungen zu sehen. So benutzt der Verfasser zur Erklärung der eigentlichen Synapsis MOORES seine Beobachtungen bzw. Messungen bei der Teilung von *Frontonia*. Dort hatte sich ergeben, daß das Wachstum des Makronucleus zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen in zwei scharf zu trennende Phasen zu trennen ist: ein allmähliches funktionelles Wachstum, während dem der Kern nur wenig an Größe zunimmt, und ein darauf plötzlich einsetzendes »Teilungswachstum«, während dem das Volumen des Kerns rapid steigt. Diese beiden Perioden findet POPOFF nun auch in den Geschlechtszellen wieder. Messungen, die er an dem von ihm früher untersuchten Objekte (*Paludina*) und an der von MARCUS (1906) studierten *Ascaris mystax*, gemacht hat, bestätigen ihm, daß die Kern- und Plasmagrößen den bei *Frontania* gewonnenen Zahlen entsprechen. Das Leptotänstadium stellt die Phase des funktionellen Kernwachstums dar, den Eintritt des Tei-

lungswachstums bezeichnet die Synapsis. Denn das Wachstum des Kerns besteht in einer plötzlichen intensiven Flüssigkeitsaufnahme desselben. Dieser heftige, unvermittelte Wechsel der osmotischen Verhältnisse des Leptotänstadiums hat centripetale Diffusionsströme zur Folge, die in der centralen Verklumpung des Knäuels (Synapsis) zum Ausdruck kommen. Die im peripheren Kernraum bleibenden Schleifen stellen sich entsprechend der Stromrichtung nach dem Centrum hin ein.

Popoff führt nun weiterhin aus: die allmählich in ruhigere Bahnen gelenkten Strömungen, die immer noch infolge der nun zwar langsameren, aber stetig fortschreitenden Flüssigkeitsaufnahme vorhanden sind, gestatten in der Folge wieder die Auflockerung des Knäuels und eine gleichförmige Verteilung der Fäden im Kernraum. Mit der Zeit tritt jedoch dadurch ein neuer Mißstand für die Zelle ein: der Kern wird schließlich so prall mit Flüssigkeit gefüllt, daß der Druck nach außen zu groß wird und die Kernmembran an ihrer nachgiebigsten Stelle zum Reißen bringt. Das Chromatin quillt in radiär ins Plasma ausstrahlenden Strömen heraus und bildet die bekannte Haube auf dem Kern. Die Schleifen werden von dem Strom mitgerissen und streben daher mit ihren Enden nach dem einen Pol (Bukettstadium). Auf solche Ausströmungsvorgänge werden alle ähnlichen im Plasma sich findenden Strahlungsfiguren, die auf den Kern zu convergieren, zurückgeführt und eine Beziehung derselben zum Centrosom sehr bestimmt in Abrede gestellt.

Trotzdem diese Verminderung der Kernsubstanz eine gewisse Selbstregulation darstellt, wie dies ja auch schon Wassilieff (1907) annahm, kann sich die Zelle doch nicht mehr aus der tiefen Depression, in die sie geraten, erholen. Viele Eizellen gehen tatsächlich auf diesem Stadium zugrunde. In den übrigen äußert sich die Degeneration in der Dotterbildung, die nun energisch einsetzt. Während man bisher allgemein in der Dotterbildung der Eier den Ausdruck einer erhöhten funktionellen Tätigkeit gesehen hat, sieht Popoff in ihr den Ausdruck einer Unfähigkeit, die organische Synthese bis zur Bildung von Protoplasma zu Ende zu führen.

Damit können wir die Schilderung der Popoffschen Theorien abschließen. Wenn wir noch als letzte Konsequenz dieses Versuches, die Geschlechtszellen näher zu den Somazellen zu stellen, die Marcusschen Thymusuntersuchungen (1907, 1908) nennen, in denen er mit Glück durch die gleiche Betrachtungs- und Erklärungsweise eine Reihe bisher unverknüpft dastehender Zellzustände zu einem organischen

Ganzen vereint, indem er gleiche Bedingungen und vielfach gleiche Folgen für Thymus und Geschlechtszellen konstatierte (Vermehrungsperiode, Kernhypertrophie, Synapsis, Degeneration mit Dotterbildung)[1], so sind wir am Ende des interessanten Entwicklungsganges der Theorie angelangt, zu der R. HERTWIG durch seine Auffassung des Diplotänstadiums und durch seine Kernplasmarelationslehre den entscheidenden Anstoß gegeben hat.

Zugunsten einer einheitlichen Darstellung wollten wir dieselbe nicht durch kritische Bemerkungen unterbrechen. Die Einwände, die sich in der Literatur finden, sind entsprechend der Jugend dieser Ansichten nur geringe. Soweit sie sich direkt gegen Teile der oben ausgeführten Theorie wenden, sind nur zwei zu nennen, VEJDOVSKY (1907) und GRÉGOIRE (1908).

Bis zu einem gewissen Grade schließt sich VEJDOVSKY den Vorstellungen HERTWIGS in seinen »neuen Untersuchungen über Eireifung und Befruchtung« an. Er stellt sich auf den Boden der Kernplasmarelationslehre und kommt im Einklang mit HERTWIG bei dem Studium der Ovogonienteilungen, die er der Reihe nach verfolgen kann, zu der Erkenntnis, daß für die Zellen nach der letzten Ovogonienteilung eine gewisse physiologische Abnützung der Substanzen, eine Depressionsperiode eintritt, die sich in einem unverhältnismäßig großen Kern und einem kaum wahrnehmbaren Plasmasaum äußert. Auch er sieht darin eine Teilungs- und Wachstumsbehinderung. Mit der Art, wie er sich letztere behoben denkt, entfernt er sich jedoch weit von HERTWIG. Er kennt die Deutung des Diplotänstadiums als unterdrücktes Teilungsstadium nicht und glaubt, daß für HERTWIG nun nur die einzige Möglichkeit einer Renovation durch Chromatinaustritt bestehe. Da er einen solchen nicht beobachtet, glaubt er eine Lücke in dem Gedankengang zu finden, die tatsächlich, wie wir wissen, nicht besteht. Er verlegt nun die Erneuerung der Lebensprozesse lediglich in Chromatinveränderungen, die im Kern zu beobachten sind, in die Auflockerung einer polarorientierten Synapsis, eine Konjugation der Chromatinfäden der Länge nach usw., ohne greifbare Begründungen für diese Vorstellungen geben zu können

---

[1] MARCUS äußert übrigens in: Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen (1908) die gleiche Ansicht von den zwei unterdrückten Teilungen, die zur Tetradenbildung führen. Dabei möchte er in den »rundlichen, unförmigen Chromatinkugeln« der Reifeteilungen Depressionscharaktere sehen. Ich kann die Ansicht nicht unterdrücken, daß dies auf der Suche nach Depressionsmerkmalen doch etwas zu weit geht.

und ohne Beweise für die Konjugation der Fäden zu bringen. Es ist selbstverständlich, daß mit dem einzigen Nachweis einer Längskonjugation die Hertwigsche Theorie von der Bedeutung des Längsspaltes fallen muß. Mit der Kritik der Konjugation werden wir uns jedoch später noch beschäftigen müssen, ebenso mit dem zweiten fundamentalen Einwand, daß der Chromidialapparat nicht aus dem Kern stamme.

Ernstere Gründe, denen wir uns zum Teil nicht entziehen können, hat Grégoire gebracht. Sein erster Einwand lautet: »on peut voir, sans aucune interruption, les chromosomes devenir, graduellement, des chromosomes diacinétiques.« Die Teilungen werden nicht unterdrückt, sie werden tatsächlich durchgeführt, und nur die Richtungen, nach denen geteilt wird, werden einige Zeit vorher bestimmt. Statt Teilungsversuch sagt also Grégoire Teilungsvorbereitung. Wenn wir uns die Art, wie diese Vorbereitungen geschehen, etwas genauer ansehen, müssen wir zugeben, daß sie wenig gemein haben mit einer versuchten Teilung. Grégoire kennt die Erweiterung Popoffs bezüglich des Querspaltes noch nicht. Für sie gilt in verstärktem Maße die Ansicht des französischen Autors. Das Auftreten des Querspaltes stellt überhaupt keine Teilung dar, sondern lediglich das Sichtbarwerden einer von Anfang an vorhanden gewesenen Chromosomengrenze! Bedingt ist das Sichtbarwerden zur Genüge durch die beginnende Kontraktion der Schleifen und später durch die nach dieser Grenze sich richtende Tetradogenese. Abgesehen davon, daß es unwahrscheinlich ist, daß eine Depression eine Teilung im Gefolge hat, die sonst nirgends im Körper vorkommt, eine Querteilung, verlangt Popoffs Ansicht einen vorher einheitlichen Körper, der wie gesagt nicht existiert.

Was den zweiten Teilungsversuch betrifft, die Längsspaltung, ist es nicht ausgeschlossen, daß es sich auch hier um eine ganz besondere Form der Teilung handelt, die vielleicht ebenso eng mit den Vorgängen der Reduktion zusammenhängt wie die Trennung ganzer Chromosomen in einer Reifeteilung. Man hat zu wenig bisher meines Erachtens beachtet, daß die Teilungslinie, die durch den Längsspalt im Spirem oder Bukett entsteht, eine ganz andre ist, eine viel minutiösere als wahrscheinlich die Teilungen der Somazellen und der vorhergegangenen Spermatogonien. Letztere teilt Chromiolengruppen, erstere teilt infolge der perlschnürartigen Aufreihung jedes einzelne Chromiol, und bei der Bildung der Tetraden läßt sich als zweifellos sicher feststellen, daß keine Partikelchen mehr gegenseitig

ausgetauscht werden[1]). Daß eine solche überaus genaue Teilung der Elementarbestandteile vor den Reifeteilungen irgend eine wichtige Bedeutung besitzt, erscheint mir sicher. Entsprechend unwahrscheinlicher aber wird die Ansicht, daß die beiden Teilungen, in denen, wenn der Ausdruck gestattet wäre, etwas Zielbewußtes liegt, unter dem Zeichen der Depression stehende Versuche einer Teilung seien.

Der zweite Einwurf Grégoires liegt in den Worten: »l'accroissement du protoplasma (der Spermatocyte) . . . se trouve au contraire définitivement terminé au moment où se réalisent les stades pachytène et strepsitène«. Dieser Satz ist, wie unsre Bilder von *Oedipoda* lehren, keineswegs in diesem Umfang berechtigt. *Oedipoda* und *Decticus* hat uns eine bedeutende Verkleinerung der Zelle auf Kosten des Protoplasmas bestätigt, ein Zustand, der sicher für die Zelle eine Depression bedeutet, hat aber gezeigt, daß das Wachstum allerdings vor dem Diplotänstadium beginnt, aber auch über dieses hinausdauert, bis zur Auflösung des schon lange längsgespalteten Bukettstadiums, also bis zu dem Moment, in dem das Kernchromatin derart kondensiert und derartig spezifische Funktionen (Reifung der Tetraden) besitzt, daß die des Wachstums herabgesetzt sein müssen. Auch bei *Gryllus* ist ein Wachstum des Plasmas vor dem Diplotänstadium zu konstatieren. Dies ließe sich wohl noch mit Hertwigs Theorie vereinen, denn sie verlangt ein der Teilung vorhergehendes Wachstum des Plasmas; wohl aber sollte mit dem Einsetzen des Längsspaltes plötzlich das Wachstum in beschleunigendem Maße vor sich gehen. Dies ist aber nicht zu beobachten, ganz allmählich erlangt die Zelle von der Auflösung der Chromosomen an ihre definitive Größe.

Was nun Grégoires Einwände bezüglich der Eibildung betrifft, so stimme ich wenig mit ihm überein. Er macht die gleichen Punkte geltend wie bei der Spermatogenese, obwohl hier zwei ganz verschiedene Erscheinungen scharf zu trennen sind. Nach meiner Auffassung findet in der Ovogenese tatsächlich eine Teilungsbehinderung statt, die das enorme Wachstum der Eizelle zufolge hat. Bei der Ovogenese von *Gryllus* z. B. haben wir gesehen, daß es völlig mit der Spermatogenese übereinstimmende Vorgänge sind, die zur Längs-

[1]) Allerdings haben Flemmings Untersuchungen über *Salamandra*-Mitosen auch bereits ein frühzeitig gespaltenes dünnes Spirem konstatiert. Da keine Untersuchungen aus neuerer Zeit vorhanden sind, die gestatten würden, das Verhältnis der Somazellenteilung zu diesem Bukettlängsspalt sicher festzustellen, muß die Frage noch als offenstehend angesehen werden.

und Querspaltung der Bukettschleifen führen. Ich halte diese ebensowenig wie dort für unterdrückte Teilungen. Während diese Teilungsvorbereitungen im Hoden aber den Anfang zu einer ununterbrochenen Reihe von Erscheinungen darstellen, die schließlich zur Teilung führen, werden diese Vorbereitungen in der Ovogenese rückgängig gemacht durch den allmählichen körnigen Zerfall der Chromosomen, wie wir ihn bei *Gryllus* beschrieben und wie ihn viele andre Autoren bei allen möglichen Objekten geschildert. In der Bildung der längs- und quergeteilten Tetradenchromosomen ist unzweifelhaft eine Teilungsvorbereitung und in ihrem Zerfall eine Unterdrückung derselben zu sehen. Eine unmittelbare Folge dieser letzteren ist das Wachstum des Eis zu seiner definitiven Größe; denn im Gegensatz zu den Samenzellen gelangt dadurch der Kerninhalt in einen Zustand der feinen diffusen Verteilung, den wir allgemein als einen Ausdruck hoher funktioneller Tätigkeit ansehen.

Wir kommen durch diese Überlegungen zu einer Scheidung zweier Wachstumsphasen in der Ovogenese, zu der auch Grégoire, dieser allerdings nur aus äußeren Gründen, gelangte. Die erste, bedeutend kürzere und unbedeutendere ist gleichzusetzen der gesamten Wachstumsphase der Spermatocyten, reicht also von der jungen Ovocyte bis zum Beginn der Tetradenauflösung; die Erklärung muß in Ovar und Hoden die gleiche sein, Sicheres wissen wir darüber bis jetzt noch nicht. — Die zweite Phase setzt mit dem Zerfall der Chromosomen plötzlich ein, bringt das Ei zu seiner endlichen Größe und ist als die Folge einer unterdrückten Reifeteilung anzusehen. Die Literatur kennt Fälle, in denen diese Teilungshemmung pathologischerweise wegfiel und das unreife Ei sich zur Mitose anschickte (Selenka, 1881, bei *Thysanozoon*). So klar der Zweck dieser Unterdrückung ist, so dunkel ist die Ursache. Die Eizelle und die Samenzelle unterscheiden sich in nichts, soweit wir sehen können, auf den Stadien kurz vor der Trennung ihrer Entwicklungswege. Von einer depressiven Ursache scheint mir nicht die Rede sein zu können, ebensowenig wie ich mich der Ansicht Popoffs anschließen kann, daß in der späteren Dotterbildung ein depressives Merkmal zu sehen ist.

Grégoire glaubt auch hier nicht an eine unterdrückte Teilung, da er der Ansicht ist, daß die Tetraden auch auf dem extremsten Stadium der Auflösung noch individualisiert vorhanden sind und bei ihrem späteren Auftauchen vor der Richtungskörperbildung nicht das Produkt neuer Bildungsprozesse sind, wie wir vermuten.

Einen ähnlichen, wirklich rückgängig gemachten Teilungsversuch, wie wir ihn in der Ovogenese finden, glauben wir nur sehr selten in der Spermatogenese repräsentiert. Die tetradenähnlichen, wieder zerfallenden Figuren, die WASSILIEFF bei *Blatta* beschrieb, und besonders auch die zweite, merkwürdige »Synapsis«, die J. GROSS für *Syromastes* (1904) angibt, gehören hierher. Ihnen allein aber die Ursache des Wachstums der Samenzelle zuzuschreiben, geht auch nicht an, wenn wir die bei weitem größere Zahl der Spermatogenesen bedenken, in denen nichts Ähnliches vorkommt.

Zu POPOFFS Erklärung der Synapsis müssen wir nun noch Stellung nehmen. Die allerdings höchst merkwürdigen Resultate der beiden Messungen, die sehr zugunsten seiner Auffassung sprechen, konnte ich leider an Orthopteren nicht nachprüfen, da ihnen eine typische Synapsis fehlt. Immerhin zwingen manche Momente zur Vorsicht. POPOFF hat nur eine Erscheinungsform der Synapsis zum Gegenstand seiner Erklärung gemacht. Auf die Form der Synapsis, die in einer nachträglichen Verklumpung des Bukettstadiums besteht, wie wir sie bei *Gryllus* beschrieben, läßt sie sich in keiner Weise anwenden. Schwierigkeiten erwachsen ihr ferner bei Synapsisformen, wie sie VAN MOLLÉ beim Eichhörnchen beschrieben hat und die ein Zwischending zwischen Synapsis und Bukett darstellen. Jedenfalls müssen wir hier noch systematische Messungen an einer größeren Zahl von Formen fordern. Auch der eigentliche Nachweis, daß der bläschenförmige Metazoenkern sich in bezug auf die Wachstumsphasen der Teilung ebenso verhält wie der doch recht verschieden gebaute Makronucleolus eines Infusors, steht noch aus. — Was schließlich seine Angaben über das Bukettstadium betrifft, so glaube ich nicht, daß wir dieses mit völliger Ausscheidung des Centrosoms erklären können, wie dies POPOFF tut, der auch die Strahlungserscheinungen, die dabei an dem betreffenden Pol entstehen, lediglich durch Diffusionsströme deuten möchte. Dem ersten widerspricht vor allem, daß eben doch in der bei weitem überwiegenden Mehrzahl der Fälle, besonders schön z. B. bei *Blatta*, das Centrosom tatsächlich inmitten der Chromidialansammlung aufgefunden wurde. Ferner hat VEJDOVSKY jüngst (1907) eindeutige Fälle beschrieben, in denen in jungen Ovocyten ein deutliches Centriol und eine Menge feiner, mit Chromidien imprägnierter Strahlen, die auf dasselbe zulaufen, sich finden. Und wenn das Centriol sich teilt und die Teilprodukte an zwei verschiedene Pole rücken, sind zwei solche Strahlenzonen vorhanden. POPOFF müßte in solchen Fällen annehmen, daß an zwei verschiedenen

Stellen das Chromatin ausgetreten sei und daß zufällig genau im Centrum dieser »Diffusionssphären« je ein Centriol liege! Dies dürfte genügen, um wenigstens in diesem Umfang die Popoffsche Erklärung der Strahlungsfiguren in ruhenden Geschlechtszellen zurückzuweisen. Des weiteren hier über die Beziehungen zwischen Centriol und Chromidium zu reden, würde uns allzuweit von unserm Thema entfernen.

2. Konjugation der Chromosomen.

Als ein feststehendes Ergebnis der Untersuchung der meisten Geschlechtszellen müssen wir die Tatsache bezeichnen, daß je zwei Chromosomen der Spermatogonien oder Ovogonien konjugieren, d. h. sich vorübergehend zu einem bivalenten Körper vereinen. Das Wie dieser Konjugation dagegen ist eine von den augenblicklich am meisten umstrittenen Fragen des Reduktionsproblems. Die Anhänger einer Längskonjugation und einer Konjugation end to end stehen sich gegenüber. Die vorliegende Untersuchung hat uns zu keinen Resultaten geführt, die in der Sachlage etwas ändern könnten. Deshalb sei auch hier davon abgesehen, über die Details der strittigen Frage zu referieren, zumal hier die zusammenfassenden Darstellungen von Meves (1907), Fick (1906), Häcker (1907) trefflich orientieren. Hier sei nur nochmals betont, daß eine Seriierung der Spermatogonienchromosomen dem Verf. nicht gelungen ist, daß die übrigen diesbezüglichen Bilder nicht als völlig beweisend angesehen werden können, prinzipiell aber gegen die Möglichkeit nichts einzuwenden ist. Weiterhin wurden die Schleifen des Bukettstadiums als bivalent erkannt und die Chromosomengrenze in einem Querspalt gefunden. Die näheren Umstände dieser Konjugation konnten nicht ermittelt werden. Ausgeschlossen erscheint jedoch die Möglichkeit, die Montgomery beschreibt, daß die Chromosomen schon in der späten Anaphase mit den polwärts gewandten Enden verkleben. Die Konjugation muß also in dem Knäuelstadium der jungen Spermatocyten oder unmittelbar während der Umordnung dieses Stadiums zum Bukett erfolgen. Eine Erklärung des während dieser Zeit auftretenden Längsspaltes als Abgrenzung zweier der Länge nach konjugierender Chromosomen muß nach meinen Erfahrungen an den untersuchten Objekten völlig ausscheiden. Die Erhebung dieser Möglichkeit zu einem Dogma, wie dies von seiten A. u. K. E. Schreiner geschieht, ist auf keinen Fall berechtigt. Wenn es überhaupt am Platz ist, in dieser Frage bereits ein entschiedenes aut — aut zu sprechen, so sind es die Gegner der parallelen Konjugation (Fick, Goldschmidt, Meves u. a.), welche

die schwerer wiegenden Gründe auf ihrer Seite haben. Es ist zweifellos richtig, wenn letztere behaupten, daß kein einziger Fall von Parallelkonjugation, auch der bei *Tomopteris* nicht, absolut bewiesen ist. Das Vorhandensein eines Querspaltes in vielen Fällen dürften auch A. und K. E. SCHREINER nicht in Abrede stellen können: Auch die Widerlegung des GOLDSCHMIDTschen Primärtypus, die sie mit recht wenig Wissenschaftlichkeit, aber um so größerer Heftigkeit versuchten (1908), muß als gescheitert angesehen werden, ja es ist eine erfreuliche Folge dieses Angriffs, daß dadurch dieser merkwürdige Fall nur umso eingehender bestätigt wurde (GOLDSCHMIDT 1909). Im Ovar von *Zoogonus* finden sich nämlich alle die Vorstadien der Reifung, die man als beweisend für die Parallelkonjugation angesehen hat. Die Chromosomen konjugieren jedoch überhaupt nicht, sondern erscheinen in der Reifeteilung in Normalzahl. Von diesen wandert die Hälfte in die eine, die andre in die andre Ovocyte II. Ordnung. Diese Tatsache allein muß die Frage nach einer Parallelkonjugation im verneinenden Sinn entscheiden. Ebenso deutlich spricht die gelegentliche Beobachtung, daß während des Bukettstadiums auch die sicher einwertigen Abkömmlinge des accessorischen Chromosoms längsgespalten sind.

Auch eine Beziehung zwischen Synapsis und Konjugation ist zu verneinen. Einmal kommt Konjugation ohne Synapsis vor (bei allen Acridiern z. B.), und dann umgekehrt Synapsis ohne darauffolgende Reduktion der Zahl (GROSS für Hemipteren, GOLDSCMIDT für den Hoden von *Zoogonus*). Die Erklärung der Synapsis liegt überhaupt noch völlig im argen. Am wahrscheinlichsten erscheint es mir augenblicklich, in ihr den Ausdruck tiefer Kerndepression zu sehen, die ihren Grund in einer Erschöpfung infolge der Vermehrungsperiode hat und im Zusammenhang steht mit dem noch nicht erklärten plötzlichen Aufhören der Spermatogonienteilungen. Für eine solche Deutung sprechen auch die oben mitgeteilten Fälle, in denen typische Synapsisbilder bei Tieren auftreten, die sonst keine Synapsis aufweisen und wo diese Zellen der völligen Degeneration anheim fallen.

3. Dualismus des Chromatins und Geschlechtszelle.

Die vorangehenden Betrachtungen über die Versuche, die Eigentümlichkeiten der Geschlechtszellen durch Gesetze zu erklären, die in gleicher Weise für somatische Zellen gelten und in Kraft treten, haben, glaube ich, dargetan, daß diese Versuche zwar in mancher Hinsicht aufklärend gewirkt haben, eine restlose Klärung aber nicht

herbeiführten, wie sie etwa POPOFF in seinen Experimentellen Zellstudien anzubahnen glaubte. Der Grund hierfür liegt in einer Unterschätzung der Sonderstellung der Geschlechtszellen im Organismus. Gewiß sind sie als Zellen den gleichen Grundgesetzen unterworfen wie die des Somas. Aber dies schließt nicht aus, daß an ihnen sich spezifische Vorgänge abspielen, die an die besondern Aufgaben dieser Zellen geknüpft sind, also an funktionelle Ausbildung der Spermatozoen und der Eier einerseits und die Befruchtung und Vererbungsfähigkeit anderseits. Wir wissen von den hier in Frage kommenden Zusammenhängen allerdings bis jetzt überaus wenig, denn hier macht sich der Mangel eines experimentellen Studiums der Ovo- und Spermatogenese gegenüber der eingehenden morphologischen Kenntnis recht unangenehm fühlbar.

Hier möchte ich nur auf einen einzigen, heute gewiß noch recht theoretischen Weg hinweisen, der der Ausnahmestellung der Geschlechtsprodukte Rechnung trägt. Den Ausgangspunkt hierzu bildet die Theorie, die eine Trennung des Chromatins in eine trophisch wirksame Substanz und eine spezifisch vererbungsfähige annimmt, in Trophochromatin und Idiochromatin. Es ist hier nicht von allzugroßer Wichtigkeit, ob man in dieser Scheidung eine prinzipielle, von vornherein vorhandene, wie dies GOLDSCHMIDT und SCHAUDINN annehmen, oder eine in der Geschichte jeder Zelle funktionell sich erst herausbildende sieht, wie es R. HERTWIG vertritt.

In der Lehre vom Chromidialapparat hat R. GOLDSCHMIDT den Dualismus des Chromatins zum erstenmal auf eine breite Basis gestellt. Sie eingehender darzustellen, ist hier nicht der Platz, es sei auf die Orginalarbeit (1904) verwiesen. Das funktionelle Chromatin kann sowohl im Kern liegen und sich so meist der direkten Beobachtung entziehen, es sei denn, es tritt in nucleolärer Form auf (vergl. hierzu die folgenden Auseinandersetzungen über accessorisches Chromosom, GIARDINAschen Ring usw.), es kann aber auch ins Plasma austreten, möglicherweise sich sogar dort bilden und fällt dann unter die Bezeichnung des Chromidialapparates, ohne daß damit gesagt ist, daß alles Chromatin, das im Plasma liegt, trophischer Natur ist (Protozoen!). Das Für und Wider bezüglich der chromatischen Natur dieser Strukturen soll an dieser Stelle nicht eingehend diskutiert werden. Wir haben eine Reihe von Beobachtungen über das Bukettstadium, besonders über das Verhalten des accessorischen Chromosoms bei *Oedipoda* und *Gryllus* während demselben beigebracht, die sich in meinen Augen nur mit der Annahme eines Chromatinaustritts aus

dem Kern und mit der chromatischen Zusammensetzung der Mitochondrien restlos deuten lassen. Es sei noch darauf aufmerksam gemacht, in wie hohem Grade diese Schlüsse wahrscheinlich werden, wenn wir R. HERTWIGS Befunde an *Actinosphärium*-Kernen daneben stellen, wie dies GOLDSCHMIDT und POPOFF (1906) schon getan. Dort tritt vor der Mitose ein Stadium auf, das in der Anordnung der Chromosomen in Schleifen, die nach einem Pol convergieren, eine ganz überraschende Ähnlichkeit mit dem Bukettstadium der Metazoen besitzt, und, was bei letzterem nie in beweisender Form beschrieben wurde, ist hier sicher beobachtet: Auflösung der Kernmembran an diesem Pol und Austritt einer spongiösen Chromatinmasse ins Plasma.

Als Kerne, deren Chromatin frei von allen trophischen Substanzen ist, sieht GOLDSCHMIDT, wenn wir hier von den Protozoen absehen, die gereiften Eikerne, natürlich auch die Richtungskörper und die Kerne der Spermatozoen, also den Kopf. an. Eine »Reinigung« der Geschlechtskerne muß also vor der eigentlichen Reifungsperiode stattgefunden haben. 1907 wird diese in die Zeit des Bukettstadiums verlegt, nachdem dies, wenn auch stillschweigend, durch die Auffassung des Verf. eigentlich schon 1904 in der *Ascaris*-Untersuchung geschehen ist.

Meine eignen Beobachtungen und das Studium der Literatur lassen mir diese Ansicht wohl begründet, aber etwas zu eng gefaßt erscheinen. Vor allem erscheint die fast allgemeine Verwirklichung der Forderungen, die die Theorie in sich schließt, beweisend. Das Bukettstadium hat sich bei der großen Mehrzahl der untersuchten Fälle gefunden; wo es nicht erwähnt wird, liegt nach meinen Erfahrungen häufig ein Versehen vor (*Locusta*, *Gryllotalpa*). Die Regelmäßigkeit, mit der in Spermatogonien und Spermatocyten Chromidien beschrieben wurden, hat zu dem eignen Begriff der Mitochondrien geführt; Dotterkerne, vitellogene Körnchenzonen und ähnliches entsprechen im Ei. Auch das was VEJDOVSKY als degenerierendes Sphärenplasma beschreibt (1908), dürfen wir hierher rechnen. Die Angaben dieses Forschers würden, wenn sie sich bestätigten, die Lehre vom Chromidialapparat und damit auch die Vorstellung von einer Reinigung der Geschlechtskerne durch Ausstoßen desselben beseitigen. Es scheint jedoch, daß sie ihre Entstehung einer völligen Verkennung der Beziehungen verdanken, die zwischen dem Centriol und der Strahlungsfigur einerseits und feinen Chromidialpartikelchen andrerseits bestehen. Beweisen doch seine eignen, zum Teil überaus klaren

Figuren (z. B. Fig. 120), daß feine Granulationen in die Strahlen der Sphäre gerissen werden können und nun in diese reihenweise eingeordnet als granulae der Sphäre selbst erscheinen. Solche Bilder liefern funktionierende Sphären während der Mitose, so daß also ein degenerativer Zerfall des Sphärenplasmas völlig ausscheidet. Diese Bilder hätten aber VEJDOVSKY auch lehren müssen, daß es sich hier um Bildungen handelt, die genetisch mit der Sphäre nichts zu tun haben. Er geht aber vielmehr soweit, daß er alle Dotterkerne und Mitochondrienkappen als Degenerationsprodukte vorzeitig gebildeter Sphären ansieht. Speziell wendet er sich hier gegen die POPOFFsche Schilderung bei *Paludina* und die SCHMIDTS (1905) bei *Proteus*. Daß die homologen polaren Chromidialhaufen bei *Gryllus* sich im VEJDOVSKYschen Sinn deuten ließen, ist vollkommen ausgeschlossen; und wenn er sich auf das häufige Vorkommen von Centriolen inmitten dieser Ansammlungen (SCHMIDT u. viele a.) beruft, so läßt dies eben auch hier nur den Schluß zu, daß das Centriol gelegentlich anziehende, ja sogar ordnende Kräfte für feiner verteilte Chromidien besitzt. Es würde den Rahmen dieser Untersuchung überschreiten, wenn wir von diesem Gesichtspunkte aus, der uns entgegen den herrschenden Ansichten zu einer teilweise aktiven Verteilung des Chromidialapparates führen würde, die Beziehung zwischen Chromidium und Mitose erörtern wollten.

Schon die Tatsache, daß zweifellos unter Umständen ein Bukettstadium fehlt, zwingt uns, uns auch nach andern Möglichkeiten des Chromatinaustritts im Laufe der Entwicklung der Geschlechtsprodukte umzusehen. In der Spermatogenese liegt ein solcher vor in dem hin und wieder beschriebenen und offenbar nicht allzuseltenen »pseudo-germinativ vesicule«-Stadium. VOINOV (1904) hat es bei *Gryllus* gefunden, und ich habe Gelegenheit gehabt, es bei *Gryllotalpa* genauer zu studieren. Wie der Name besagt, den ersterer ihm gegeben, ähnelt es bis zu einem gewissen Grad dem Keimbläschenstadium der Ovogenese. In einem von Chromatin im übrigen völlig freien Kernraum liegen bei *Gryllotalpa* ein oder zwei Nucleolen, die zur Hälfte chromatisch, zur Hälfte plasmatisch sind. Das übrige Chromatin erfüllt in dichten schwarzen Massen den Plasmaleib der Zelle (s. Textfigur 4). Der Nachweis, daß diese aus dem Kern stammen, läßt sich hier sowenig wie sonst in ähnlichen Fällen führen, nur die vereinzelten, der Membran dicht ansitzenden Körnchen sprechen für eine Durchwanderung. Wichtig ist, daß die großen Mengen im Plasma bei der nächsten Mitose (es handelt sich um Spermatogonien) völlig ver-

schwunden sind und die Chromosomen der Äquatorialplatte sich allein aus dem Chromatin des Nucleolus gebildet haben. Es wurde bis jetzt nicht festgestellt, ob dieser Vorgang sich durch mehrere Generationen zieht, oder nur einmal stattfindet. Blackman hat ein ähnliches Stadium für *Scolopendra* (1905) beschrieben, Lams für Ameisen (1908), eine Menge Bilder der Literatur sprechen für ein gleiches, wenn auch nicht so extremes Vorkommen wie bei *Gryllotalpa.* Ich möchte in diesem Vorgang ein Analogon zu dem Chromatinaustritt während des Bukettstadiums sehen, also das Chromatin des Nucleolus für zum mindesten sehr arm an Trophochromatin ansprechen. Unter dem gleichen Gesichtspunkte ließe sich noch manche ähnliche Erscheinung erklären, so z. B. die interessanten Angaben Blackmans über *Scolopendra heros.* Die Spermatiden dieses Tieres

Textfig. 4.



Spermatogonien von *Gryllotalpa vulgaris.*

schnüren einen Teil des Kernbläschens allmählich ab, dieser kleine Teilkern wandert durch das Plasma, in dem eine helle Region den zurückgelegten Weg markiert, und tritt, wie ein Richtungskörper, schließlich völlig aus der Zelle aus. Ein Bukettstadium und reichliche Mitochondrien fehlen. Es ist merkwürdig, daß dieser Befund, gegen dessen Glaubwürdigkeit nichts einzuwenden ist, so ganz übersehen wurde, da doch in diesem ausgestoßenen chromatischen Bläschen eine offenbare Homologie mit den Mitochondrienschollen zu sehen ist, die während der Histiogenese des Spermiums als überschüssig abgestoßen werden.

Sind größere funktionelle Leistungen von den Geschlechtsprodukten nach der Reife zu verrichten, so bleibt Trophochromatin in deutlich als solches zu erkennender Form hierfür reserviert. Ein Teil der Mitochondrien wird zu Bewegungsorganellen des Spermiums verwendet, der Dotterkern des Eis leitet die Dotterbildung ein. Als entsprechend im Kern sehe ich das accessorische Chromosom an

(siehe hierzu das Kapitel: Die trophische Natur des accessorischen Chromosoms, den bei *Gryllus* gefundenen Körper, den GIARDINAschen Chromatinring, die Nucleolengenerationen der Eikerne, letztere mit gewissen Einschränkungen (GOLDSCHMIDT 1904).

Weiter soll jedoch auf diesen Erklärungsfaktor der Spermatogenese und Ovogenese nicht mehr eingegangen werden. Bei dem Stande unsrer diesbezüglichen wirklichen Kenntnisse scheint es nicht geboten, sich detaillierten Spekulationen hinzugeben.

Nur mit einer Theorie ganz neuen Datums müssen wir uns kurz beschäftigen, da sie unsern Vorstellungen gegenübersteht. MEVES (1908) hat Entenembryonen auf die teils körnigen, meist aber fädigen Chromidialstrukturen (»Chondriokonten«) hin untersucht und gefunden, daß diese sich in hohem Grad an der histologischen Differenzierung der Zelle beteiligen (Bindegewebszellen, Nervenzellen, Muskelzellen usw.)[1]. Daraus hat er erschlossen, daß sie als Vererbungsträger für derartige strukturelle Eigenschaften anzusehen seien. Der Chromidialapparat der Geschlechtszelle aber sei dazu berufen, diese Fähigkeiten bei der Befruchtung auf das Tochterindividuum zu übertragen, leiste also gerade das Gegenteil von dem, was die obige Theorie ihm zuschreibt. Ein näheres Zusehen lehrt aber, daß diese Gebilde in keiner Weise den Bedingungen genügen, die wir an der Vererbung fähige Substanzen stellen. Eine solche muß möglichst exakt verteilt werden von einer Zelle auf die beiden Teilprodukte. MEVES muß selbst zugeben, daß dies nicht im gewünschten Maße für die Chondriokonten zutrifft, meint aber, daß hierbei eintretende Differenzen durch Regeneration reguliert werden können. Wenn es sich aber um tatsächliche qualitative Unterschiede handelt, dann dürften diese unmöglich auf eine so einfache Weise ersetzt werden können. Weiterhin müssen wir von einer solchen Substanz verlangen, daß sie in gleicher Quantität von Vater und Mutter stammt. Man vergleiche hierzu die Eier, die mit ihr in der Regel beladen sind, und die Spermien, die meist verschwindend wenig oder gar nichts an Mitochondrien mitbringen. Von einer Art Chromidiogamie bei der Befruchtung der Metazoen, wie sie sich MEVES weiter denkt, wissen wir aber bis jetzt gar nichts (was man bei Protozoen einmal damit bezeichnet hat, gehört nicht hierher). Das in die Augen springendste Charakteristikum der chromatischen Vererbungsmasse, die Verhinderung der Anhäufung derselben durch jede neue Befruchtung, vermissen wir

---

[1] Vgl. hierzu das Referat des Verf. in dieser Zeitschrift (Bd. II, Heft 4).

schließlich auch völlig. Während man bei der Spermatogenese noch zur Not von einer Reduktion der Mitochondrien reden könnte (GIGLIO-TOS 1908)[1]), ist dies bei der Richtungskörperbildung ausgeschlossen. Der ganze Chromidialapparat bleibt hier in der Eizelle. Ein unüberwindliches Hindernis bietet für MEVES auch noch der Nachweis, daß sich die Chondriokonten quantitativ durch das Experiment beeinflussen lassen (GOLDSCHMIDT 1904, REICHENOW 1908).

Nach alledem tut die MEVESsche Theorie unsrer Vorstellung keinen Abbruch, daß die Kerne der Geschlechtszellen eine doppelte Reifung durchzumachen haben, die in verschiedener Weise Hand in Hand gehen kann: eine Reduktion der Chromatinsorten und eine Reduktion der Chromosomenzahl. Die Unterscheidung von MEVES (1907), daß die erste Reifeteilung die Zahl, die zweite die Quantität des Chromatins verringert, erscheint mir nicht wesentlich, da die Tatsache, daß die Chromosomen der zweiten Reifeteilung kleiner sind, nur eine Folge der rasch aufeinanderfolgenden Mitosen ist, die eine Vermehrung des Chromatins während einer funktionierenden Periode nicht zulassen.

4. Die Theorien von der geschlechtsbestimmenden Funktion des accessorischen Chromosoms.

Der erste, der eine bestimmte Theorie über die Bedeutung des accessorischen Chromosoms aufstellte, war MC CLUNG (1902). Man hatte vorher den seit HENKING (1891) bekannten »Chromatinnucleolus« wohl untersucht, aber der Sinn besonders der ungleichen Verteilung war den Autoren völlig rätselhaft. MC CLUNG hatte nun die Beobachtung gemacht, daß in den Ovarien der betreffenden Tiere ein Körper mit dem entsprechenden Verhalten fehle, daß also das accessorische Chromosom nur ein typischer Bestandteil des Hodens sei. Diese Tatsache, zusammengenommen mit der, daß dieser typische Bestandteil nur in die Hälfte der Spermatozoen wandert, hat nun zu dem naheliegenden Schluß geführt, daß aus Eiern, die mit Spermien, die das Heterochromosom enthalten, befruchtet werden, Männchen, aus den übrigen Weibchen werden. Die Geschlechtsbestimmung erschien abhängig von dem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein eines chromatischen Körpers.

In der Folge schloß SUTTON (1902, 1903) sich auf Grund seiner *Brachystola*-Studien dieser Ansicht an. Weiterhin war ihr jedoch kein

---

[1]) Vgl. hierzu das Referat des Verf. in dieser Zeitschrift (Bd. II, Heft 4).

langes Leben bestimmt. Wieder war es ein genaueres Studium der Verhältnisse in den entsprechenden Ovarien, das nach einer andern Richtung wies.

Wilson und Stevens hatten die folgenden beiden Tatsachenkomplexe festgestellt: 1. In den Fällen, wo ein ungleiches Paar Heterochromosomen (Diplosoma) sich in den männlichen Geschlechtszellen findet, findet es sich auch in den somatischen Zellen des Männchens; in den weiblichen Geschlechtszellen jedoch ist an seiner Stelle in den Äquatorialplatten ein gleich großes Paar normaler Chromosomen zu konstatieren, wobei stets jede Komponente so groß ist wie das größere der Heterochromosomen des Männchens. 2. Wo in den männlichen Geschlechtszellen sich ein odd-chromosome (das accessorische Chromosom der Orthopteren) findet, weisen die weiblichen Geschlechtszellen zwei ihm entsprechende Chromosomen je von der Größe des odd-chromosome auf.

Was hierbei die Angaben über die Größen der Chromosomen betrifft, so sind diese so wenig absolute Beweise wie die ganzen Sortierungsversuche Wilsons, obgleich nicht geleugnet werden kann, daß die Bilder in bezug auf die Heterochromosomen noch die größte Wahrscheinlichkeit beanspruchen dürfen. Aber auch wenn wir uns in erster Linie an die Zahlenverhältnisse halten, so erscheinen diese von großer Wichtigkeit. Betrachten wir sie nämlich näher, so ergibt sich, daß Mc Clungs Theorie nicht mehr zu Recht bestehen kann, daß sie vielmehr in das gerade Gegenteil umgewandelt werden muß: Spermatozoen mit Heterochromosomen veranlassen eine Entwicklung der Eier nach der weiblichen Seite und solche ohne diese nach der männlichen. Am besten macht dies die folgende, in der letzten Zeit fast berühmt gewordene Formel klar, die Wilson und Stevens, die gleichzeitig zu diesen Anschauungen kamen, aufgestellt haben. n sei hierbei die Normalzahl der Chromosomen, $\frac{n}{2}$ also die reducierte, h das auschlaggebende Heterochromosom bzw. die im Ovar entsprechenden Chromosomen! Dann lautet die Formel für eine Ovogonie $(n + 2h)$, für eine reife Eizelle $\left(\frac{n}{2} + h\right)$. Die beiden Spermatozoensorten sind $\left(\frac{n}{2} + h\right)$ und $\frac{n}{2}$: es ergeben sich demnach die folgenden beiden Befruchtungsmöglichkeiten:

$$1)\ \left(\frac{n}{2} + h\right) + \left(\frac{n}{2} + h\right) = n + 2h = ♀$$

$$2)\ \left(\frac{n}{2}+h\right)+\frac{n}{2} \qquad = n+h \quad = ♂$$

Es bestehen zwei Möglichkeiten, sich diese Formeln verwirklicht zu denken. Im einen Fall ist in die verschiedenen mit h bezeichneten Chromosomen eine spezifische sexuelle Aktivität nach der männlichen, bzw. weiblichen Richtung zu verlegen. Diese Annahme führt zu Konsequenzen, die auf recht theoretischem Gebiet liegen, vor allem zu der Notwendigkeit einer selectiven Befruchtung, wie sie CASTLE (1903) und CUÉNOT postulierten. Im Ei müßte bald ein weiblicher, bald ein männlicher Determinant dominieren. Die ersteren dürften nur mit $\left(\frac{n}{2}+h\right)$, die letztern mit $\frac{n}{2}$ befruchtet werden.

Die andre Möglichkeit, der WILSON jedoch ferner steht, beruht auf dem verschiedenen Chromatingehalt der beiden Eizellen nach der Befruchtung. Ohne daß das Chromatin einen essentiellen sexuellen Charakter besitzt, kann es lediglich durch seine Quantität einen Einfluß auf die Richtung der Entwicklung haben; oder, wenn wir den Begriff einer andern modernen Anschauungsweise anwenden wollen, die verschiedene Kernplasmarelation der befruchteten Eizelle bestimmt das Geschlecht. Ein Hauptvorzug dieser zweiten Erklärung wäre natürlich der, daß sie auch noch Raum läßt für die Möglichkeiten der epigamen Geschlechtsbestimmung, die die erste Theorie völlig ausschließt.

Viele moderne Zoologen sind von diesen klaren Formeln WILSONS überzeugt worden. Nur wenig skeptische Stimmen sind laut geworden, die der bestechlichen Einfachheit des Problems widerstanden haben. Rein biologische Einwände hat J. GROSS (1906) vorgebracht. Er hat darauf hingewiesen, zu welch unmöglichen Konsequenzen sie z. B. bei den hermaphroditen Insekten führen würden, womöglich gar den nicht allzuseltenen Fällen, wo männliche und weibliche Eigenschaften nicht nach Körperhälften gesondert, sondern auf alle Körperteile durcheinandergewürfelt sind (Färbungscharaktere!). Hier müßte man überaus komplizierte Kernteilungsverhältnisse annehmen. Daß tatsächlich Hermaphroditismus und Heterochromosome zusammentreffen können, hat CARDIFF (1906) bei einer Polygalacee (*Salamonia biflora*) nachweisen können. Es geht hier bei der Pollenbildung analog den zoologischen Angaben bei der Samenbildung in der ersten Reifeteilung ein Chromosom nur in eine Tochterzelle, meines Wissens die einzige derartige Angabe auf botanischem Gebiete. Auch CARDIFF

schließt aus der Tatsache, daß die Pflanze hermaphrodit ist, auf die Hinfälligkeit der geschlechtsbestimmenden Funktion des ungeteilten Chromosoms.

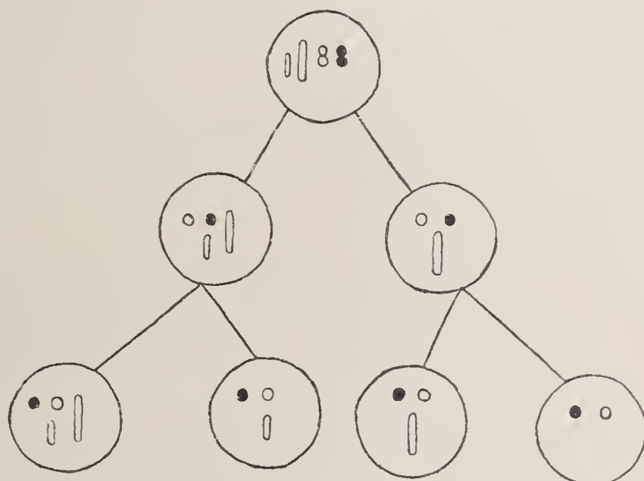
Vor allem aber steht eine ganze Reihe weiterer Tatsachen der Theorie im Wege. Zunächst die Variabilität des Körpers. De Sinéty hat bei *Forficula* kein accessorisches Chromosom gefunden. Zweiger findet es manchmal in der Einzahl, manchmal findet er zwei, manchmal auch keines. Auf diese Weise kommen bei *Forficula* nicht zwei, sondern drei verschiedene Spermatozoensorten vor, solche mit 12, 13 und 14 Chromosomen. Dieser einzige, sicher verbürgte Fall müßte genügen, um die Wilsonschen Ideen zu widerlegen. Nun sind aber auch Fälle beschrieben worden, in denen das Heterochromosom auf alle vier Spermatiden gleich verteilt wird. Wir werden auf diese Fälle noch einmal zurückzukommen haben. Voinovs Angaben (1903) bezüglich der Spermatogenese von *Cybister* gehören hierher und Stevens über *Sagitta* (1904). Aus begreiflichen Gründen schreibt letztere über das Heterochromosom von *Sagitta*, das mit andern Heterochromosomen bis auf den Verteilungsmodus völlig übereinstimmt — es fehlt auch in der Ovogenese —,: »in *Sagitta* this element certainly can not be regarded as a specialised spermatogonial chromosome.«

Montgomery hat uns die Kenntnis einer Reihe von Fällen vermittelt, die unter den Hemipteren der Eigentümlichkeit von *Forficula* unter den Orthopteren entsprechen. Die Diplosomenpaare, die hier in der Regel das Monosom der Orthopteren vertreten, werden häufig so geteilt, daß drei Spermiensorten aus einer Spermatocyte entstehen. Wiederholt steigert sich hierbei jedoch der Prozeß so, daß das Endresultat vier verschiedene Spermatozoen sind. Wir wollen in *Calocoris* einen solchen Fall schildern (vgl. das hierhergehörige Schema Textfigur 5). Im Spermatogonium finden sich in diesem Tier neben den Autosomen zwei verschiedengroße Diplosomenpaare, ein großes Monosom und ein kleines Monosom. Die beiden Diplosomata werden in der ersten Reifeteilung nach ihrer Chromosomengrenze getrennt, in der zweiten halbiert. Das kleine Monosom wird in der ersten Reifeteilung nicht geteilt, in der zweiten geteilt. Das größere verhält sich in den beiden Teilungen umgekehrt. Demnach enthalten die vier Spermatozoen außer der reduzierten Autosomenzahl ganz verschiedene Kombinationen; eines nur je einen der Diplosomenkomponenten, eines hierzu das »Mikromonosom«, eines das »Makromonosom«, eines beide Monosome. Das mag genügen,

nicht nur um einen Einblick in die Kompliziertheit der Hemipterenspermatogenese zu gewähren, sondern auch von der Unmöglichkeit, hier in die geschlechtsbestimmende Funktion dieser Körper reden zu können.

Denn die einzige Möglichkeit, die hier noch vorhanden wäre, bestände darin, daß man zwei Sorten die Fähigkeit der Befruchtung absprechen würde. Nirgends ist jedoch hierfür eine Berechtigung zu finden oder gar ein Anhaltspunkt, welche der Spermien anszu-

Textfig. 5.



Schema zur Veranschaulichung des Verhaltens der Heterochromosome von *Calocoris* bei den Reifeteilungen (nach Angaben von Montgomery). Rund gezeichnet sind die Diplosome, länglich die Monosome.

scheiden sind; analoge Fälle sind bei Montgomery noch zu finden und bei Wilson (1905) für *Banasa*.

Zwei weitere Einwände liegen in der Verbreitung der Heterochromosome und in der Variabilität der morphologischen Zustände, die sie durchlaufen. Wenn wir von dem Vorhandensein eines analogen Körpers bei *Sagitta* absehen und von dem botanischen Fall (*Salamonia*), finden wir sie nur bei Arthropoden, und auch hier wieder nur bei Tracheaten. Wenn es nun auch nicht gerade notwendig wäre, daß das geschlechtsbestimmende Prinzip morphologisch in stets gleicher Weise in die Erscheinung träte, so müßte doch zum mindesten das Ausschlaggebende der verschieden großen Chromatizität sich auch sonst in ähnlicher Weise konstatieren lassen. Für Chilopoden sind Blackman (1905) und Medes (1905) die Ge-

währsmänner. Bei Archipteren (Libelluliden) fand Mc Gill (1904) Diplosome; bei Orthopteren ist das Monosom die Regel (Wilcox 1895; de Sinéty 1901; Mc Clung 1902, 1905; Sutton 1900, 1902; Sabatier 1896; Baumgartner 1904; Stevens 1905; Montgomery 1905; Zweiger 1906; Gutherz 1906; Wassilieff 1907; Otte 1907). Bei Neuropteren (Phryganiden) konnte ich Heterochromosome konstatieren. Bei Coleopteren scheinen sie ausnahmslos vorzukommen. Stevens hat 42 Species der verschiedensten Familien geprüft und bei 85,7% ein ungleiches Diplosoma, bei 14,3% ein odd-chromosome gesehen. Unter den Rhynchoten sind die Hemipteren inbezug auf accessorische Körper eingehend untersucht von Henking (1891), Montgomery (1898, 1901, 1906), Paulmier (1898), Gross (1904, 1906), Wilson (1905, 1906), Foot und Strobell (1907). Die neuesten Untersuchungen Stevens' (1908) lassen ferner die Dipteren angliedern. Aphanipteren sind meines Wissens nicht untersucht. Bei Arachnoideen haben Wallace (1905) und Montgomery (1906) Heterochromosomen gefunden.

Dem stehen innerhalb der Insekten die Untersuchungen über *Hymenoptera* vor allem gegenüber. Meves (1907), Doncaster (1906), Mark and Copeland (1906), Meves und Duesberg (1908) haben bei Bienen und Wespen nichts gefunden, Lams (1908) nichts bei Ameisen. Auch die Untersucher der Lepidopteren, wie Meves und Munson (1906), berichten von keinen Heterochromosomen.

Über die weiten Grenzen der morphologischen Variabilität des accessorischen Chromosoms werden wir noch ausführlich zu handeln haben. Sie verlangt meines Erachtens eine ebenso variable und wenig fixierte Funktion.

Alle diese Überlegungen haben es bisher noch nicht vermocht, die Wilsonsche Geschlechtsbestimmungstheorie zu entkräften. Von den bisher noch nicht in dieser Hinsicht ausgebeuteten Ergebnissen, die wir in der Ovogenese bei *Gryllus* gewonnen haben, glaube ich jedoch, daß sie den Wilsonschen Gedanken die Berechtigung absprechen. Wir haben in einer Ovogenese ein accessorisches Chromosom gefunden, dessen Identität mit dem gleichen Gebilde des Hodens besonders eindeutig erwiesen wurde durch sein Verhalten während des Bukettstadiums, das in der ganzen Cytologie nur für das odd-chromosome der Orthopteren bekannt ist. Bisher waren nur der Zahl nach entsprechende normale Chromosomen im Ovar von Tieren bekannt, die im Hoden Heterochromosome aufwiesen. Mit diesem Monopol des Hodens, das ja den ganzen Anstoß zur

Geschlechtsbestimmungslehre gegeben hatte, muß auch diese Theorie stehen und fallen. Allerdings wissen wir nicht, was das Schicksal des accessorischen Chromosoms bei der Richtungskörperbildung ist, aber besehen wir die drei Möglichkeiten seines Verhaltens. Entweder der Körper geht bei der Auflösung der Kernmembran im Plasma zugrunde, oder er kommt in einen der Richtungskörper, oder er bleibt im gereiften Eikern erhalten. Auf alle Fälle haben wir nur eine Sorte von Eiern, denn daß er in einem Ei ausgestoßen und im andern innenbehalten wird, erscheint undenkbar. Die Spermatozoen haben das accessorische Chromosom zur Hälfte. Nehmen wir an, die Eier besäßen das accessorische Chromosom schon, so gäbe es Tiere mit zwei Monosomen und solche mit einem — ein Fall, der nicht existiert. Besitzen sie es jedoch nicht, dann müssen wir Tiere postulieren mit einem und mit keinem Monosom. Auch dies ist nicht realisiert. Es kann bei *Gryllus* von einer geschlechtsbestimmenden Funktion nicht die Rede sein, und damit natürlich auch bei den übrigen Tieren mit accessorischem Chromosom nicht.

Den weiteren indirekten Beweis hierfür hat in der Folge die Darlegung der Gründe zu erbringen, die wir für unsre theoretische Deutung in Anspruch nehmen.

5. Die trophische Natur des accessorischen Chromosoms.

Vereinzelte Stimmen in der Literatur schlagen einen andern Weg der Erklärung ein. R. Goldschmidt hat 1904 auf Grund von Analogieschlüssen gelegentlich seiner Aufstellung der Lehre vom Chromidialapparat lebhaft funktionierender Zellen die Ansicht ausgesprochen, daß das accessorische Chromosom ebenso wie der Makronucleus eines Infusors oder die Centrophormien oder der Giardinasche Ring oder die abgeworfenen Chromosomenenden bei *Ascaris* trophisches Chromatin darstelle. Er tritt also in direkten Gegensatz zu der Lehre Wilsons, die eine vererbende Substanz, ein Idiochromatin in dem Chromosom sehen muß. Dem Zweck der Arbeit entsprechend, in der so viele Fragestellungen in nuce enthalten sind, ist diese Deutung nur ganz kurz skizziert.

Dies läßt es begreiflich erscheinen, daß Montgomery diesen Vorgänger übersah, als er selbst 1906 zu ähnlichen Ansichten gelangte. Auch er spricht sich dahin aus, daß die von ihm untersuchten Diplosomen besonderen Stoffwechselvorgängen vorständen. Die häufigen Beziehungen zu Plasmosomen und die typische Lagerung an der Kernmembran scheinen ihm besonders hierfür zu

sprechen. Als dritter schließlich äußert Fick in seinem Referat die Vermutung, daß die Heterochromosomen trotz ihrer färberischen Übereinstimmung mit den Autosomen chemisch von ihnen verschieden seien und daß diese Unterschiede funktioneller Natur seien.

Wir haben uns im Laufe unsrer theoretischen Erörterung bereits auf den Standpunkt Schaudinns und Goldschmidts von der Zweiwertigkeit des Chromatins gestellt, und wir ziehen für das accessorische Chromosom die gleichen Konsequenzen, die Goldschmidt schon gezogen hat. Während dieser aber als einzige Stütze für seine Ansicht die gelegentliche selbständige Kernbildung des Heterochromosoms anführen konnte, hat die vorliegende Untersuchung in überraschender Weise seine Mutmaßung bestätigen können. Goldschmidt hat bei der Abfassung seiner Ansicht zunächst natürlich nur an eine ganz allgemeine Gleichstellung des accessorischen Chromosoms und des Giardinaschen Ringes in bezug auf die Funktion ihrer Substanz gedacht. Die Befunde bei *Gryllus* haben aber diese Dinge plötzlich aufs engste miteinander verknüpft, ja, vielleicht in eine genetische Beziehung gebracht!

Aber auch sonst fehlt es nicht an nahen Beziehungen zu Dingen, deren trophische Natur auf der Hand liegt, an solchen zum Mitochondrialkörper der Samenzellen, zum Dotterkern der Eizellen und ähnlichen Gebilden. Dem stehen andrerseits eine große Anzahl von Eigenschaften gegenüber, die unmittelbar auf eine chromosomale Natur des accessorischen Körpers hinweisen.

Überschauen wir, was uns bekannt geworden ist an Lebensäußerungen des accessorischen Chromosoms, der Diplosome, des accessorischen Körpers im Ovar von *Gryllus* und des Chromatinringes von *Dytiscus*, so können wir sie alle einordnen in eine Linie, die vom hochorganisierten Autosoma zum Chromidialgebilde führt. Indem wir dies im folgenden genauer ausführen wollen, bietet sich gleichzeitig die Gelegenheit, eine Reihe von Literaturangaben kennen zu lernen, die im bisherigen Verlaufe noch keine Verwendung finden konnten. Was zunächst die Größe des accessorischen Chromosoms betrifft, so kann diese unter Umständen in keiner Weise von der der Autosome abweichen. Es sind Fälle beschrieben, in denen die Allosome in der Äquatorialplatte sich nicht feststellen lassen, weil entweder alle Chromosome gleichgroß sind oder weil das Allosoma zwar beträchtlich groß ist, die Größe der größten Autosome aber doch nicht überschreitet. Daneben sind alle möglichen Größendifferenzen bekannt, die allmählich zu ganz bedeuten-

den Unterschieden führen. Solche finden sich im Hoden von *Gryllus* und vor allem bei *Orphania denticauda*. Hier hat DE SINÉTY gleichgroße Autosome und ein enormes accessorisches Chromosom beschrieben, das sich vom normalen Habitus der Chromosome beträchtlich entfernt (vgl. unten dessen Verteilungsmodus!).

Die Konsistenz kann hierbei völlig die eines normalen Chromosoms sein, wir müssen dies aus der regelmäßigen Form und der Fähigkeit der Längsspaltung entnehmen. Unter Umständen kann aber diese Organisation aufgegeben werden und durch Vacuolisierung — entweder nur während der Ruhestadien oder auch während der Mitose —, durch mannigfache Variation der Form zum Ausdruck gebracht werden, daß das komplizierte System, das wir in ein Chromosom der Äquatorialplatte verlegen müssen, verloren gegangen ist. *Gryllus* hat uns hier ein Beispiel in seinem Ovar geboten, *Dytiscus* hat es bis zum Extrem gesteigert. — Das Verhältnis zum Teilungsapparat bietet das gleiche Bild. Wie ein normales Chromosom kann das accessorische — besonders in den Spermatogonien — von zwei von den entgegengesetzten Polen kommenden Spindelfasern erfaßt, halbiert und getrennt werden. Das erste Anzeichen einer aberranten Entwicklung findet sich in einer Verzögerung gegenüber den andern Chromosomen (*Gryllus*-Spermatogonien, Spermatocyten von *Forficula* und viele andre Fälle), ihr Endpunkt in einer völligen Emanzipation vom Spindelapparat. Es geht dann z. B., wie schon einmal erwähnt, bei *Orphania* der frei im Plasma liegende Körper in der ersten Reifeteilung ohne Zuhilfenahme einer Spindelfaser in eine Tochterzelle. Das gleiche tut der tiefer organisierte accessorische Körper im *Gryllus*-Ovar, das gleiche der *Dytiscus*-Ring. Nun ist aber der Mangel jeder Beziehung zum Teilungsmechanismus ein hauptsächliches Charakteristikum des Chromidialapparates. Die Ähnlichkeit ist daher auch oft eine frappante. An viele Fälle, besonders bei Hemipteren, erinnert eine Form des Teilungsmodus des Chromidiums, wie er mir bei *Gryllotalpa* begegnet ist. Es ist auf zwei oder drei runde, recht chromosomenähnliche Kugeln konzentriert, die sich leicht mit Heterochromosomen verwechseln ließen. Ich kann hier die Ansicht nicht unterdrücken, daß dies bei manchen auf Hemipteren sich beziehenden Angaben tatsächlich der Fall ist.

Wie verhalten sich die accessorischen Chromosome zwischen zwei Teilungen? Entweder wie normale Chromosome, indem sie in Beziehung zum Retikulum treten und sich völlig in dasselbe auflösen.

Sutton gibt das für die ersten Vermehrungsteilungen der *Brachystola*-Spermatogonien an, wir haben bei *Oedipoda* möglicherweise die gleiche Erscheinung vor uns. Die ersten Äußerungen einer »Lähmung« der chromosomalen Eigenschaften bieten uns Tiere, bei denen sich das accessorische Chromosom wohl auch auflöst, zeitlich aber hinter den Autosomen beträchtlich nachschleppt. Der Endpunkt dieses Prozesses ist das völlige Kompaktbleiben des Körpers zwischen zwei Mitosen — der Chromatinucleolus. Wir haben bei diesen Vorgängen bisher die Bildung eines regelrechten einheitlichen Kernbläschens vorausgesetzt; nun sind aber bei Orthopteren die Fälle nicht selten, in denen ein solches zwischen zwei Spermatogonienteilungen nicht gebildet wird. Hierbei läßt sich dann konstatieren, daß entweder der Gesamtkomplex der Autosome sich in funktionellem Zustand befindet oder das Heterochromosom. Wo die Autosome körnig zerfallen und sich mehr oder minder auflösen, bleibt das accessorische Chromosom kompakt; bleiben die Autosome ziemlich unverändert, so bildet das accessorische Chromosom einen zweiten Kern. Sein ganzes Chromatin ist innerhalb eines Kernbläschens zu einem Balkenwerk umgewandelt (Sutton, Brunetti). Hier steht zweifellos das Heterochromosom fast ganz allein den Stoffwechselvorgängen vor. Einen solchen gesonderten Kern kann das accessorische Chromosom übrigens auch zwischen den beiden Reifeteilungen bilden (Brunetti für *Gryllus*). Nun gilt aber diese Fähigkeit, einen eigenen Kern zu bilden, zugleich als ein Charakteristikum des Chromidialapparates. Bereits Goldschmidt hat aufmerksam gemacht auf die große Übereinstimmung, die diese Gebilde etwa mit dem bläschenförmigen Nebenkern der *Pygaera*-Spermatiden (Meves 1902) besitzen. Es ist von Interesse, daß auch für den *Dytiscus*-Ring angegeben wird, daß er im Ei nach der letzten Vermehrungsmitose einen gesonderten Kern zu bilden vermag (Giardina 1902)!

Bilden umgekehrt die Autosomata einen Kern, der genügende Funktionsfähigkeit besitzt, so kann das accessorische Chromosom — offenbar völlig untätig — als scharf konturierter dichter Körper im Plasma liegen (bei *Locusta* nach Otte, bei *Decticus* nach meinen eigenen Beobachtungen). Dies ist aber die zweite Form, in der uns Chromidium im Plasma begegnen kann. Niemand könnte z. B. nach Fig. 84 ohne Kenntnis der vorhergehenden und folgenden Schicksale in dem accessorischen Chromosom ein Chromosom sehen, während die Ähnlichkeit mit Nebenkernen, etwa wie Goldschmidt sie für *Zoogonus* beschrieb, eine frappante ist.

Auch eine vergleichende Betrachtung des Verhaltens im Bukettstadium führt uns zur Konstatierung einer Entwicklung von Chromosom zum Nucleolus. Die normalen Chromosomen verkleben auf irgend eine Weise mit zwei Enden, die beiden freien ziehen nach dem Pol. Bei *Leptyia* hat de Sinéty gefunden, daß ein Autosoma und ein Heterochromosom mit den Enden verkleben und im Bukett demnach die eine Hälfte der Schleife das Aussehen einer normalen Autosomenschleife besitzt, die andre den mehr keulenförmigen des accessorischen Chromosoms (vgl. Fig. 78, Taf. III). Daß de Sinéty die Verhältnisse entsprechend seiner Auffassung von der Tetradenbildung ganz anders interpretiert, tut nichts zur Sache. Diese Fähigkeit der Konjugation end to end schwindet — wir werden später sehen, wieso —, aber das accessorische Chromosom behält die Fähigkeit bei, einen großen Teil seiner Substanz in eine Chromiolenkette aufzulösen, ja, diese Kette längs zu spalten. Der Rest bildet einen kompakten Nucleolus an ihrem Ende. Schritt für Schritt läßt sich der Verlust dieser Auflösung des Chromosoms verfolgen. Der kompakte Teil wird immer voluminöser, die Unterbrechungen finden sich nur noch an seinem dünnen Ausläufer; auch diese können schwinden, und ein kompaktes oder vacuolisiertes keuliges Gebilde bewahrt nur noch in seiner Orientierung zum gemeinsamen Pol einen Rest der chromosomalen Eigenschaften im Bukettstadium. Schließlich geht auch diese Orientierung verloren, und wir finden auf diesem Stadium einen untätigen Nucleolus, der in keiner Weise mehr an ein Chromosom erinnert.

So tritt uns überall dieser Weg der allmählichen Desorganisation entgegen. Die enge Beziehung des accessorischen Körpers mit dem *Dytiscus*-Ring haben wir schon im speziellen Teil dargelegt. Meines Erachtens lassen sich die Dinge gar nicht anders darstellen als Glieder einer Reihe, die von tatsächlicher genetischer Bedeutung sind. Diese Verhältnisse erschweren uns die Definition der betreffenden Gebilde. Der Begriff »Chromosom« ist hier so wenig ein exakt anwendbarer wie in einer Pflanzenfamilie, die sich im Stadium fluktuierender Variationen befindet, der Begriff »Art«. Ich habe immer vermieden, den Körper im *Gryllus*-Ovar Chromosom zu nennen. Er steht zweifellos nicht mehr auf der Stufe eines so hoch organisierten Gebildes, wie er es selbst — der Abströmungsfortsatz ist der eindeutige Hinweis darauf — einmal gewesen ist. Seit uns Boveris klassische Experimente zur Annahme einer Verschiedenwertigkeit der Chromosome zwingen, ist nichts naheliegender, als daß die Steigerung oder das Nachlassen einer Funktion des Organismus sich unter Um-

ständen nicht nur in einer ultramikroskopischen Strukturveränderung der Centrale, dem Chromosoma, äußert, sondern auch einmal in dem, was wir vom Metabolismus des Chromosoms mit unsern Mitteln sehen können.

Aber nicht nur zu einer Umformung, sondern sogar zu einer völligen Elimination kann dies naturgemäß der Anlaß sein. Die Verhältnisse bei Hemipteren haben bereits WILSON zu solchen Auffassungen geführt.

Er hat für die Diplosome (Idiochromosome nach seiner eigenen Nomenklatur) drei verschiedene Typen gefunden. Bei *Nezara* sind zwei gleichgroße, kompakt bleibende Körper im Hoden, bei *Euchistus* und vielen andern ist der eine der beiden kleiner, bei dem dritten Typus (*Protenor*, *Anasa* usw.) fehlt dieser zweite kleinere Körper ganz. In den entsprechenden Ovarien findet sich statt des ungleichen Paares ein gleichgroßes Chromosomenpaar, ebenso statt des Monosoms. Wie gesagt, sieht WILSON in diesen Typen die verschiedenen Etappen einer allmählichen Chromosomenelimination. Mit einer derartigen Annahme, die auch PAULMIER (1899) und HÄCKER (1907) machen, ist plötzlich die Tatsache, daß das accessorische Chromosom in nur eine Zelle gelangt, eine ganz selbstverständliche geworden. Ursprünglich war der notwendige Antagonist vorhanden, er ist allmählich geschwunden, und es wäre viel wunderbarer, wenn der einwertige Körper in einer Mitose, in der ganze Werte getrennt werden, nun auf einmal halbiert würde.

Der Weg des Abbaues dieses Chromosoms aber ist kein so gerader, wie WILSON ihn sich denkt. Die genauere Kenntnis des Monosoms der Orthopteren muß hier ergänzen. Bei *Blatta* hat WASSILIEFF einen interessanten Dualismus des accessorischen Chromosoms beschrieben; in den Ruhekernen zwischen zwei Vermehrungsteilungen teilt sich das accessorische Chromosom auf eine eigentümliche, sonst nicht beobachtete Weise, die vielleicht den Stempel eines degenerativen Vorgangs trägt, in zwei chromatische Körper, die miteinander in Zusammenhang bleiben. Vor jeder Mitose verschmelzen sie wieder; in den jungen Spermatocyten teilen sie sich abermals, und nachdem beide getrennt einen Abströmungsfortsatz gebildet haben, löst sich einer von beiden völlig auf.

Den nächsten Schritt stellt der von mir geschilderte Fall *Oedipoda* dar, wo der Dualismus des Körpers in den Spermatogonien nicht zutage tritt, in den Spermatocyten sich jedoch in analoger Weise äußert und ebenfalls zur Elimination eines Körpers führt. Einen

weiteren anlogen Fall habe ich für *Pezzotettyx* angedeutet; für *Locusta* erscheint er mir wahrscheinlich. Ich sehe in diesen Erscheinungen den Hinweis darauf, daß das accessorische Chromosom (Monosom) kein einwertiger Körper ist, wie man bisher allgemein angenommen hatte, sondern ein bivalenter mit ungleichwertigen Komponenten. Das Monosom bei *Blatta*, *Oedipoda*, *Psophus*, *Pezzotettyx* ist ein latentes Idiochromosom. Ein Beweis dafür, daß es sich bei diesen Teilungen des Monosoms in den Ruhestadien nicht um eine unwichtige Abstoßung überflüssiger Substanz, sondern um die Sonderung zweier ursprünglich gleichwertiger Körper handelt, sehe ich vor allem darin, daß beide Teilprodukte die gleiche Fähigkeit besitzen, den Abströmungsfortsatz zu bilden, eine Fähigkeit, die wir ebenso wie die Schleifenbildung, aus der sie ja, wie wir gesehen, abzuleiten ist, für eine chromosomale, keinesfalls für eine nucleolare ansehen müssen. Der sich erschöpfende Chromatinfaden aber hat sich früher nicht erschöpft, vielmehr mit dem zweiten eine Schleife gebildet und in der ersten Reifeteilung als Chromosom seinen Antagonisten dargestellt. Die Folge seiner Erschöpfung ist unmittelbar die einseitige Verteilung des Monosoms, das nun erst ein wahres Monosom ist, in der Reduktionsteilung.

Wir könnten uns hierfür keinen besseren Beweis denken als das Vorhandensein eines Falles, in dem ein »Monosom« die Kennzeichen seiner Doppelwertigkeit aufweist, ohne vorhergehenden Eliminationsprozeß in beiden Teilungen geteilt wird und so in alle vier Spermatiden gelangt. Und in der Tat existiert der Zustand in mehreren Fällen. Zunächst in der Spermatogenese von *Forficula*. ZWEIGER beschreibt dort, wie schon einmal erwähnt, daß in den jungen Spermatocyten bald ein, bald zwei oder drei bivalente Chromososomen zu beobachten sind, die sich je zu semmelförmigen Tetraden ausbilden. Diese Allosomentetraden werden in der ersten Reifeteilung reduktionell geteilt, in der zweiten äquatoriell, jedesmal wie bei den Autosomen. Der einzige Unterschied ist, daß sie in den Ruhestadien des Kerns kompakt bleiben und bei den Teilungen nachschleppen. Es unterscheidet sich also die Teilung der normalen Chromosomen prinzipiell in nichts von den Allosomen.

Ein weiteres eindeutiges, hierhergehörendes Zwischenglied stellt ferner *Sagitta* nach den Untersuchungen von MISS STEVENS dar. Ein Chromatinnucleolus tritt zwischen zwei Spermatogonienteilungen bereits als bivalenter Körper auf, erhält sich ohne Andeutung einer Bivalenz im Bukettstadium, wird einmal reduziert und einmal äqua-

tionell geteilt, also wie ein Autosoma auf die Spermatiden verteilt. In der Ovogenese findet sich nichts Derartiges. Da ein solches Verhalten nicht zu der Geschlechtsbestimmungstheorie paßt, deren Anhängerin Stevens ist, schreibt sie darüber: »In *Sagitta* this element certainly can not be regarded as a spezialised spermatogonial chromosom«, obwohl es in seinem Schicksal zwei normalen Chromosomen mehr gleicht als ein Heterochromosom nach dem Diplosomentypus.

Cybister bietet nach Voinov einen weiteren analogen Fall, mancher andre ließe sich anreihen.

Den nächsten Schritt würden also nach unsrer Meinung *Blatta, Oedipoda* usw. bieten, wo sich das Monosom noch als zweiwertig offenbart, der eine Teil jedoch abgebaut, der andre auf eine Zelle verteilt wird. Wenn durch diesen Gedankengang die Tatsache der ungleichen Verteilung auch genügend erklärt, ja selbstverständlich wird, so ist über die Wirkung derselben auf die Kräfte des Spermatozoons damit noch gar nichts gesagt; da wir aus oben auseinandergesetzten Gründen in dem Chromatin des accessorischen Chromosoms funktionelle Substanz sehen, so läge der Gedanke nahe, daß auch der Dimorphismus der Spermatozoen auf funktionellem Gebiete liege, daß eine Sorte größere Beweglichkeit aufweise als die andre oder ähnliches. Hier könnten Experimente vielleicht etwas zutage fördern. Es sei noch einmal auf gewisse Lagebeziehungen zwischen accessorischem Chromosom und Achsenfadencentriol hingewiesen, die vielleicht in diese Richtung deuten. — Die Ansicht, daß eine der beiden Kategorien überhaupt nicht befruchtungsfähig sei, glaube ich zurückweisen zu müssen. Im übrigen ist die Erklärung erst mit der Kenntnis der Vorgänge bei der Befruchtung denkbar, und es erscheint mir müßig, hier die Phantasie walten zu lassen.

Wenn wir auch glauben, daß wir durch die Konstatierung eines dem accessorischen Chromosom völlig analogen Körpers in der Ovogenese eines Orthopteron und durch die Aufdeckung seiner Beziehungen zum Giardinaschen Ring die Kenntnis und die Theorie der Heterochromosome etwas gefördert haben, so bietet uns eben doch noch dieser Gegenstand eine Menge dunkler Punkte. Es obliegt uns zum Schlusse, noch kurz hinzudeuten auf die nächsten Ziele und Wege zu ihrer Erforschung. Vor allem ist zu wünschen, daß die amerikanische Art, Spermatogenesen zu untersuchen, d. h. von möglichst vielen Tieren einige wenige den Autor gerade interessierende Bilder zu geben, mehr ersetzt würde durch eingehende Untersuchung einiger Formen. Nur dadurch ist eine genügende Würdigung der Beziehungen

zu Nucleolen, zum Bukettstadium usw. ermöglicht, die, wie wir gesehen, zu mancherlei Klärung beitragen können. Insbesondere ist dies bei den Hemipteren erwünscht. Ferner obliegt es, trotz der großen, schon erwähnten Schwierigkeiten, der nächsten Zukunft, das Verhalten des accessorischen Chromosoms bei der Befruchtung zu studieren. Es ist sehr wohl möglich, daß uns hier noch große Überraschungen bevorstehen. Notwendigerweise muß sich daran das Studium der Keimbahn bzw. das erste Auftreten des Heterochromosoms anschließen. Als letzte Forderung beim Studium der Keimzellen muß das Experiment aufgestellt werden, das, besonders was das rein Celluläre betrifft, hier erst in den Anfangsstadien steht.

Anhang.

Wie sehr die im vorstehenden behandelten Fragen im Mittelpunkt des Interesses stehen, beweist die Reihe von Untersuchungen, die in der Zeit zwischen Fertigstellung und Drucklegung über verwandte Fragen erschienen sind oder doch erst jetzt dem Verfasser zu Gesicht kommen. Es würde zu weit führen, hier alle diese Arbeiten in Beziehung zu setzen zu den Ergebnissen dieser Studie über die Geschlechtszellen der Orthopteren. Nur einiges, was enge Fühlung mit diesen hat, sei herausgegriffen.

Eine Anzahl amerikanischer Arbeiten beschäftigt sich mit der Spermatogenese von Acridiern und Locustiden. Davis hat an einer Reihe von Arten genau den gleichen Modus der Reduktion beschrieben, zu dem ich gekommen bin: Konjugation end to end, Bukettstadium, Längsspaltung während diesem, erste Reifeteilung = Reduktionsteilung durch den Querspalt, zweite Reifeteilung = Äquationsteilung durch den Längsspalt. Auch er findet, daß beim Auftreten des Längsspaltes im Bukett sich in den beiden Spalthälften die Chromiolen genau entsprechen. Neben den Autosomen ist stets ein Heterochromosom vom Typus des Monosoms vorhanden, das in der ersten Teilung ungleich, in der zweiten äquationell verteilt wird. Daß diesem im Ovar zwei gewöhnliche Chromosomen entsprechen, wird bestätigt. Ein Verdienst der Arbeit ist es, daß sie gegen die ursprüngliche Vorstellung von der Starrheit des Monosoms während der Wachstumsperiode und während der Tetradenbildung auftritt. Auch hier wird die polare Orientierung des Heterochromosoms während des Bukettstadiums mehrfach beobachtet, wie dies Wassilieff, dessen Arbeit der Verf. merkwürdiger Weise nicht kennt, zum ersten Male

getan. Auch die Vacuolisierung, die hierbei in die Erscheinung tritt, harmoniert vortrefflich mit meinen Angaben, besonders bei *Gryllus*. Die Vorgänge nach dem Bukettstadium variieren in ihren Details. Allgemein gültig ist hierfür, was auch im vorstehenden mit Nachdruck betont wurde, daß es sich um eine unterdrückte Wiederholung der Erscheinungen handelt, die sich an den Autosomen abspielen. Unter Umständen kann es hierbei zu einer Längsspaltung des teilweise fadenförmig verlängerten Monosoms kommen, wie ich sie für dasselbe im Bukettstadium der Ovocyten von *Gryllus campestris* beschrieben habe. Aus dieser weitgehenden Übereinstimmung nicht nur in den nackten Tatsachen, sondern auch im ganzen Habitus der beigegebenen Figuren und aus den wiederholten Angaben über eine Zweiteilung des »Monosoms« geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß es sich auch hier um den Abbau eines Teiles des bivalenten Körpers handelt, der dem Verf. entgehen mußte, da die verwendete Eisenhämatoxylinmethode eine Unterscheidung von Chromatinnucleolen und achromatischen Nucleolen ja nicht gestattet.

Die gleichen Nachteile dieser einseitigen Arbeitsmethode machen sich bei einem Teil der nachfolgenden Untersuchungen bemerkbar, deren Angaben über das Verhalten des Monosoms nirgends als befriedigende angesehen werden können. So hat Mc Clung die Spermatogenese von *Xiphidium* noch einmal untersucht. Den Modus der ersten Reifeteilung konnte er an dem wenig günstigen Objekt nicht mit Sicherheit bestimmen, in der zweiten Reifeteilung wird zweifellos längsgeteilt. In bezug auf das Monosom verdient Erwähnung, daß der Verf. die Ansicht Ottes bezüglich der Art, wie das Chromosom in der zweiten Reifeteilung geteilt wird (vgl. S. 368), wohl mit Recht nicht teilt und diesen bisher einzigen Ausnahmefall bei *Locusta* als nicht gegeben erachtet.

Im gleichen Heft des Kans. Univ. Sci. Bulletin folgen auf die Arbeit des Lehrers drei Arbeiten aus seinem Schülerkreis, die sich mit der gleichen Frage beschäftigen. Robertson schreibt über die Chromosomen von *Syrbula admirabilis* (Acridier), Miss Nowlin über die von *Melanoplus bivittatus* (Acridier) und Miss Pinney über die Organisation der Chromosomen von *Phrynotettix magnus*.

Die Chromosomen von *Syrbula* werden in elf Paare mit je gleich großen Komponenten geordnet. Dazu kommt noch ein Monosom, an dem aber die Andeutungen eines bivalenten Aufbaus, die Montgomery an einer andern *Syrbula*-Art beschrieben, nicht wiedergefunden wurde.

Die Reduktion wird nach der Mc Clungschen Auffassung geschildert, die wir im vorstehenden bereits diskutierten.

Die Chromosomen von *Melanoplus* weisen die gleichen Zahlenverhältnisse auf wie die von *Syrbula*. Auch für den Reduktionsmodus gilt das gleiche. Die Größen der Chromosomen sind konstant in den Mitosen auch verschiedener Individuen, wie dies auch Robertson mit vielem Aufwand nachzuweisen sucht, ohne daß diese Tafeln die Beweiskräftigkeit der Bilder übertreffen, die die Paarung der Chromosomen in den Äquatorialplatten der Spermatogonien illustrieren.

Pinney schließlich hat die auch in dieser Arbeit beschriebenen Chromosomenbläschen zwischen den Vermehrungsteilungen bei *Phrynotettix* eingehender untersucht und unsre Kenntnis von diesem Stadium in einigen Punkten vervollständigt. Neu sind die Angaben, wie sich das körnige Chromatin vor der Chromosomenbildung allmählich spiralig an der Membran anordnet, durch Verdichtung das Aussehen von Haarlocken bekommt und wie diese dann in die relativ gedrungenen Chromosomen der Äquatorialplatte übergehen. Die gleiche Entwicklung macht das accessorische Chromosom, nur etwas nachschleppend, mit. Neu ist ferner die interessante Beobachtung, daß bei der Telophase an den polaren Enden der Chromosomenbläschen, also genau an der Stelle, an der die Spindelfasern ansetzten, je ein centriolähnlicher Körper kompakt bleibt. Dieser läßt sich bis in die Enden der nächsten Chromosomengeneration verfolgen, scheint also ein nur durch Teilung sich fortpflanzendes Organell der Zelle zu sein, das jedes Chromosom polar differenziert und den Ansatz der Fasern ein für allemal bestimmt. Weiterhin sucht die Verf. die Permanenz dieser Körper bis in die Spermatiden hinein nachzuweisen. Bis zum Bukettstadium besteht eine Lücke, die sich auch nur schwer dürfte ausfüllen lassen. Im Bukettstadium selbst findet die Verf. die Körper wieder in den polaren Anschwellungen der Chromosomenschleifen, die auch wir (Fig. 20, 21) beschrieben haben. Dies erscheint mir, in anbetracht der großen Variabilität dieser Erscheinung — nicht selten fehlt sie ganz (Fig. 36) — recht fraglich. Merkwürdig sind allerdings die scharf abgesetzten Punkte, die sich bei Pinney an den Tetradenfiguren wiederfinden, und von denen sich noch in den Spermatiden unscheinbare granulae (»*polar granules*«) ableiten lassen sollen (?). — Schließlich noch ein Wort über die Fig. 19, Taf. XXIII. Die beiden gleichgroßen, mit Eisenhämatoxylin geschwärzten Körper sind von der Verf. wohl sicher falsch verstanden worden. Nach Wassilieffs und meinen Erfahrungen an *Blatta*, *Oedipoda* und *Pezzotettix* ist nur

einer der beiden auf diesem Stadium chromatisch, während der andre, aus nucleolarer Grundsubstanz bestehend, den erschöpften Rest des Teils vom accessorischen Chromosom darstellt, dessen Geschichte der Verf. entgangen ist. —

Auch eine, wenn auch kurze Notiz bezüglich des Ovariums von *Gryllus* ist in der Zwischenzeit erschienen bzw. dem Verfasser zu Gesicht gekommen. Gutherz teilt in einer Sitzung der Physiologischen Gesellschaft in Berlin (1908) mit, daß er das Ovarium von *Gryllus* auf seine Chromosomenzahl hin untersucht habe. Er fand Äquatorialplatten, die die Zählung von 22 Chromosomen gestatteten, unter denen sich zwei besonders große befinden. Diese entsprechen, wie es Wilson als Regel aufgestellt, dem einen Heterochromosom des Männchens, das mit diesem 21 Chromosomen zählt. Ich habe mich über Zahl und Größenverhältnisse im vorstehenden nicht geäußert, da die Äquatorialplatten, die ich fand, nie eine Zählung gestatteten, sondern oft völlig verklumpt waren. Nach der einzigen Figur, die Gutherz gibt, läßt sich nicht sicher entscheiden, ob unser accessorischer Körper eines der Chromosomen ist, die als mit dem Heterochromosom des Männchens korrespondierend bezeichnet werden. Möglicherweise ist auch dieser in dem »Körnchenhaufen, welcher, der Platte dicht anliegend, meist etwa ein Drittel ihrer Peripherie einnimmt,« wiederzufinden. Der Vortragende erwähnt von diesem Gebilde weiterhin nur, daß es »in der Anaphase Beziehungen zur Spindel einzugehen scheint«. Da keinerlei Angaben über ungleiche Verteilung des Köpers, Zustand im ruhenden Kern oder in der Ovocyte gemacht werden, läßt sich die Frage nach dem kurzen Bericht nicht entscheiden.

Zusatz während der Korrektur. Eine eben erschienene Untersuchung von H. v. Winiwarter und G. Saintmont (Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (chat). Chap. IV. Ovogenèse de la zone corticale primitive. Arch. Biol. Tom. XXIV. 1909.) macht einen erneuten Nachtrag nötig, da ihr Inhalt teilweise die engsten Beziehungen zu den im vorstehenden im Ovar von *Gryllus* geschilderten Tatsachen aufweist. Die Verf. konnten nämlich im Ovar der Katze ein unzweifelhaftes accessorisches Chromosom (sog. »Monosom«) beobachten. Das Vorhandensein des Heterochromosoms in der weiblichen Drüse ist nach meinen Befunden nicht mehr so sehr überraschend, um so mehr aber die Tatsache, daß es das Ovar eines Wirbeltiers ist. Damit ist der Bann gebrochen, der nur Tracheaten Heterochromosome zuschrieb, und es steht zu er-

warten, daß damit nun, wie 1891 durch HENKINGS Arbeit für Insekten, eine Periode der Konstatierung der Heterochromosome aller Tierklassen eingeleitet wird. F. BALTZERS Untersuchung über die hakenförmigen Chromosomen der Seeigel (1909) deutet ebenfalls nach einer solchen Richtung.

Was die Details betrifft, die beide Forscher bringen, so sind sie von den bei *Gryllus* geschilderten recht verschieden. In den Ovogonien findet sich das Chromosom erst vor der Teilung, allerdings sehr frühzeitig, als längsgespaltenes Stäbchen. In der Äquatorialplatte fällt es durch seine bedeutende Größe auf, bei der Mitose schleppt es nach. Während des funktionellen Stadiums des Kerns ist es, wie gesagt, nicht zu beobachten. In jungen Spermatocyten findet sich neben ihm, oft mit ihm verklebt, ein echter Nucleolus. Beide Körper wachsen entsprechend der wachsenden Zelle. Während des Bukettstadiums wird das Chromosom längsgespalten; an der Orientierung der Autosome nimmt es in keiner Weise teil. In der in der Folge einsetzenden Degeneration — es wurden bisher nur die Elemente der PFLÜGERschen Schläuche untersucht — verschwindet es plötzlich, ohne daß die Art der Auflösung beobachtet wurde. Der inzwischen vacuolisierte Plastinnucleolus folgt ihm hierin bald nach.

Wir dürfen mit Spannung den weiteren Resultaten entgegensehen, so weit sie sich auf die Form beziehen, in der das accessorische Chromosom in den Eikern eingeht, und auf die Art, wie es in den Reifeteilungen verteilt wird, deren Untersuchung hier nicht die Schwierigkeiten zu überwinden hat, wie bei den Insekten.

Literaturverzeichnis.

BAUMGARTNER, W. J. 1904. Some new evidences for the individuality of chromosomes. In: Biol. Bull. Vol. 8, 1904.

BLACKMAN, V. H. 1905. The spermatogenesis of the Myriapodi. III. The spermatogenesis of Scolopendra heros. In: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 48, 1905.

BÖHM, A. 1888. Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon. In: Archiv mikr. Anat. Bd. XXXII. 1888.

BORING, A. M. 1907. A Study of the Spermatogenesis of Twenty-two Species of Membracidae, Jassidae, Cercopidae and Fulgoridae. Journ. exp. Zool. Vol. IV. 1907.

BOTT, K. 1906. Über die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris nebst Mitteilungen über ihren Bau. Arch. f. Protistenkunde. Bd. VIII. 1906.

Brandt, A. 1878. Über das Ei nnd seine Bildungsstelle. Leipzig 1878.

Brunelli, G. Contributo alla couoscenza della spermatogenesi negli Ortotteri. Atti della R. Acad. dei Lincei. Vol. 16. 1907.

Bütschli, O. 1876. Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Senkenb. Naturf. Ges. Bd. X. 1876.

Castle, W. E. 1896. The early embryology of ciona intestinalis. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XXVII. 1896.

—— 1903. The heredity of sex. Ibid. Vol. XXXX. 4. 1903.

Cuénot, L. 1899. Sur la détermination du sexe ches les animaux. Bull. Sci. de la France et de la Belgique. Vol. XXXII. 1.

Cardiff, Ira D. 1906. A study of synapsis and reduction. In: Bull. Torrey bot. Club. Vol. 33. 1906.

Doncaster, L. 1906. Spermatogenesis of the hive bee (Apis mellifica). In: Anat. Anz. 29, 1906.

Davis, H. S., 1808. Spermatogenesis in Acrididæ and Locustidæ. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 53.

Duesberg, J. 1907. Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71. 1907.

Field, G. W. 1895. Morphology and physiology of Echinoderm spermatozoon. Journ. Morph. Bd. XI. 1895.

Fick, R. 1906. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln, Erg. Anat. u. Entwicklungsgesch. XVI. Bd. 1906.

Foot, Katharine and E. C. Strobell. 1907. The "accessory chromosome" of Anasia tristis. Biol. Bull. Vol. 12. 1897.

Gerasimoff, J. J. 1901. Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Moskau 1901.

Giardina, A. 1901. Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Mouatschrift. Anat. u. Phys. Vol. 18. 1901.

—— 1902. Sui primi stadii dell' ovogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi. Anat. Auz. pag. XXI. 1902.

Giglio-Tos. 1908. I mitocondri nelle cellule seminali di Pamphagus marmoratus. Biologica. Vol. II. 1908.

Godlewsky. 1902. Die Entwicklung des Skelet- und Herzmuskelsystems der Säugetiere. Arch. mikr. Anat. Bd. 60. 1902.

Goldschmidt, R. 1902. Untersuchungen über Eireifung, Befruchtnng nnd Zellteilung bei Polystomum integerrimnm. Z. f. wiss. Zool. Bd. 72. 1902.

—— 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrbücher. Anat. Vol. 21. 1904.

—— 1905. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonns mirus Lss. Zool. Jahrb. f. Anat. Bd. 21. 1905.

—— 1908. Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung nnd Befruchtung des Dicrocoelium buceolatum Still. et Hass. (Distomum lanceolatum). Arch. f. Zellforschung. Bd. 1. 1908.

—— 1909. Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen von Zoogonus mirus Lss. und der Primärtypus der Reduktion. Arch. f. Zellforschung. Bd. 2, 1909.

Goldschmidt, R. und Popoff, M. 1907. Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenkunde. Bd 8. 1907.

Grégoire, V. 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes I. La Cellule. Vol. 22. 1905.

—— 1908. Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée? La Cellule. Vol. 25. 1908.

Gross, J. 1903. Untersuchuugeu über die Histologie des Insektenovariums. Zoolog. Jahrb. Anat. Bd. 18. 1903.

—— 1904. Die Spermatogenese vou Syromastes marginatus L. Zool. Jahrb. Auat. Bd. 20. 1904.

—— 1906. Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus L. Zool. Jahrb. Bd. XXIII. 1906.

Gutherz, S. 1906. Zur Keuntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69. 1906.

—— 1908. Verhandl. d. Physiol. Ges. Berlin. Iu: Centralbl. f. Physiol. Bd. XXII.

Häcker, V. 1892. Die Eibildung bei Cyclops und Cnathocamptus. Zool. Jahrb. Bd. V. 1892.

—— 1900. Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anzeiger. Bd. 17. 1900.

—— 1907. Die Chromosomen als angenommeue Vererbungsträger. Ergeb. u. Fortschritte d. Zool. Bd. 1. 1907.

Henking, H. 1891. Über Spermatogenese und deren Beziehungen zur Entwicklung bei Pyrrhocoris apterus. Z. f. wiss. Zool. Bd. 51. 1891.

Hertwig, R. 1898. Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. d. bayr. Akad. d. Wissensch. 1898.

—— 1903. Über Korrelatiou von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzieruug und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23. 1903.

—— 1904. Über physiologische Degeneration bei Actinosphärium Eichhorni. Nebst Bemerkungen zur Ätiologie der Geschwülste. Jenaische Denkschriften 11.

—— 1906. Über die Ursache des Todes. Vortrag. Beilage d. Allg. Zeitung. 12. u. 13. Dez. 1906.

—— 1907. Über deu Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstauzen. Sitz.-Ber. d. Ges. Morph. Phys. München. 1907.

—— 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. Archiv f. Zellforschung. Bd. 1. 1908.

Julin, Ch. 1893. Ovogeuèse et spermatogenèse des Ascidiens etc. Bull. Scient. Fr. et Belg. Bd. 25. 1893.

Korschelt, E. 1895. Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zt. f. wiss. Zool. Bd. 60, 1895.

Korschelt, E. u. Heider, K. 1903. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Lief. 2. 1. u. 2. Aufl. Jena 1903.

Lams, H. 1908. Les divisions des Spermatocytes chez la Fourmi (Camponotus herculanens L.). Arch. f. Zellforschung. 1. Bd. 1908.

Lenhossek, M. v. 1898. Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. 51. 1898.

Mc Clung, C. E. 1899. A peculiar nuclear element in the male reproductive cells of insects. Zool. Bull. Vol. II. 1899.

—— 1900. The spermatocyte divisions of the Acrididae. Kansas Quart.

Mc Clung, O. E. 1902. The spermatocyte divisions of the Locustidae. Kansas Univ. Sci. Bull. 1. 1902.

—— 1905. The chromosome complex of Orthopteran spermatocytes. Biol. Bull. Vol. 9. 1905.

—— 1902. The accessory chromosome — sex determinant? Biol. Bull. Vol. 3. 1905.

—— 1905. Further notes on the chromosome complex of orthopteran spermatocytes. Science. Vol. 21. 1902.

Mc Gill, C. 1904. The spermatogenesis of Anax juuius. Univ. Missouri Stud. Vol. 2. 1904.

—— 1906. The behaviour of the nucleoli duriug Ovogenesis of the Dragon-fly with especial reference to synapsis. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 23. 1906.

Mc Gregoir, J. H. 1899. The spermatogenesis of Amphiuma. Journ. Morph. Vol. XV. Suppl. 1899.

Marcus, H. 1906. Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (Werner) (Ascaris mystax). Arch. f. mikr. Anat. Vol. 68. 1906.

—— 1907. Über die Thymus. Verh. d. anat. Ges. in Würzburg. 1907.

—— 1908. Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. 1. Über das Schlundspaltengebiet. Arch. f. mikr. Auat. Bd. 71. 1908.

Mark, E. L. and Copeland, M. 1906. Some stages in the spermatogenesis of the honey bee. Cout. Mus. Comp. zool. Harv. College. Nr. 179. 1906.

Medes, G. 1905. The spermatogenesis of Scutigera forceps. Biol. Bull. Vol. 9. 1905.

Meves, Fr. 1895. Über eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Oocyten von Salamandra maculosa. Anat. Anz. Bd. X. 1895.

—— 1906. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1896.

—— 1902. Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina uud Pygaera. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 61. 1902.

—— 1907. Die Spermatocytenteilung bei der Honigbiene nebst Bemerkungen über Chromatinreduktiou. Arch. mikr. Anat. Bd. 70. 1907.

—— 1908. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. mikr. Anat. Bd. 72. 1908.

—— und Duesberg, J. 1908. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabo L.). Arch. mikr. Anat. Bd. 71. 1908.

Montgomery, T. H. 1897. Preliminary note on the chromatin rcduction in the spermatogenesis of Peutatoma. Zool. Anz. Bd. XX. 1897.

—— 1898. The spermatogenesis of Peutatoma up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XII. 1898.

—— 1899. Chromatinreduction in hemiptera: a correction. Zool. Anz. Bd. 22. 1899.

—— 1900. The spermatogenesis of Peripatus balfouri up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Anat. XIV. 1905.

—— 1901. A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Transact. of the Amer. Phil. Soc. Vol. 20. 1901.

—— 1904. Some observations aud considerations upon the maturation phenomena of the germ cells. Biol. Bull. Vol. 6. 1904.

Montgomery, T. H. 1905. The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with general considerations upon chromosomenreduction and the heterchromosomes. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1905.

—— 1906. The terminology of aberrant chromosomes and their behavior in certain hemiptera. Science 23. 1906.

—— 1906. Chromosomes in the spermatogenesis of the hemiptera heteroptera. Trans. Amer. Phil. Soc. 21. 1906.

Mollé, J. van. 1907. Les spermatocytes dans l'écureuil. La Cellule. Vol. XXIV.

Moore, J. E. S. 1895. On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 38. 1895.

Moore, J., E., S. and Robinson, L., E. 1905. On the behavior of the nucleolus in the spermatogenesis of Periplaneta americana. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 48. 1905.

Munson, J, P. 1906. Spermatogenesis of the Butterfly, Papilio Rutulus. Proc. of the Boston soc. Nat. Hist. Vol. 33. 1906.

Nekrassoff, A. 1903. Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eis vom Cymbulia Peronii. Anat. Anz. Bd. 24. 1903.

Nowlin, W. A. 1906. A study of the spermatogenesis Coptocycla of aurichalcea and Coptocycla guttata, with especial reference to the problem of sex-determination. J. Exp. Zool. Baltimore. 3. Bd. 1906.

—— 1908. The Chromosome Complex of Melanoplus bivittatus. Kans. Univ. Sci. Bull. Vol. IV.

Obst, P. 1899. Untersnchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Z. f. wiss. Zool. Bd. 66. 1899.

Otte, M., 1907. Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima. Zool. Jahrb. Anat. 24. Bd. 1907.

Paulmier, F. 1898. Chromatin reduction in the Hemiptera. Anat. Anz. Bd. XIV. 1898.

—— 1899. The spermatogenesis of Anasia tristis. Journ. of Morph. Vol. XV. Suppl. 1899.

Platner, G. 1889. Samenbildung und Zellteilung im Hoden der Schmetterlinge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33. 1889.

Popoff, M. 1907. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. 1907.

—— 1907. Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Festschrift für R. Hertwig. 1907.

—— 1908. Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforschung. Bd. 1. 1908.

Rath. O. vom. 1892. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40. 1892.

—— 1896. Neue Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1896.

Robertson, W. R. B. 1908. The Chromosome Complex of Syrbula admirabilis. Kansas Univ. Sc. Bull. Vol. VI. 1908.

Schreiner, A. u. K. E. 1906. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Arch. Biol. XXII. 1906.

—— 1908. Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Videnskabs-Selskabets Skrifter. Math. nat. kl. 1908.

Schreiner, A. u. K. E. 1908. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. V. Die Reifung der Geschlechtszellen von Zoogonus mirus. Lss. Vidensk. Selsk. Skrift. 1. Kl. 1908.

Selenka, G. 1881. Über eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biol. Centralbl. Bd. 1. 1881.

Sinéty, R. de. 1901. Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes. La Cellule. Vol. 19. 1901.

Sutton, W. S. 1900. The spermatogonial divisions in Brachystola magna. Bull. Kansas Univ. Vol. IV. 1900.

—— 1902. On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna. Biol. Bull. IV. 1. 1902.

—— 1903. The chromosomes in heredity. Biol. Bull. IV. 5. 1903.

Spuler, A. 1900. Über die Teilungserscheinungen der Eizelle in degenerierenden Follikeln des Säugetierovariums. Merkel u. Bonnet, Anat. Hefte. Nr. 50. 1900.

Stevens, N. M. 1903. On the ovogenesis and spermatogenesis of Sagitta bipunctata. Zool. Jahrb. Bd. 18. 1903.

—— 1905. Studies in spermatogenesis with especial reference to the »accessory chromosome«. Publ. of Carnegie Inst. 1905.

—— 1906. Studies in spermatogenesis II. A comparative study of the Heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera, with especial reference to sex determination. Carnegie Inst. Publ. Nr. 36. 1906.

—— 1908. A Study of the Germ Cells of certain Diptera with Reference to the Heterochromosomes and the Phenomena of Synapsis. Journ. exp. Zool. Vol. V. 1908.

Vejdovský, F. 1907. Neue Untersuchungen über Reifung und Befruchtung. Böhm. Ges. d. Wissensch. 1907.

Voinov. D. N. 1902. La spermatogenèse chez le Cybister Roeselii. C. R. Acad. Sc. Paris. 1902.

—— 1903. La spermatogenèse d'été chez le Cybister Roeselii. Arch. Zool. expér. Vol. 1. 1903.

—— 1904. Sur une disposition de la chromatine, dans la spermatogenèse du Gryllus campestris, reproduisant des structures observées seulement dans l'ovogenèse. Arch. Zool. expér. N. et R. Serie 4 t. 2. 1904.

Wallace, L. B. 1900. The accessory chromosome in the spider. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.

Wassilieff, A. 1907. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. 1907.

Wilcox, E. V. 1895. Spermatogenesis of Caloptenus femur rubrum and Cicada tibicen. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 27. 1895.

—— 1896. Further studies on the Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 28. 1896.

Wilke, G. 1907. Die Spermatogenese von Hydrometra lacustris L. Jenaische Z. f. Naturw. Bd. 42. 1907.

Wilson, F. B. 1905. Studies on chromosomes I. The behavior of idiochromosomes and heterotropic chromosomes hemiptera. Journ. exp. Zool. Vol. II. 1905.

—— 1905. Studies on chromosomes II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic chromosomes in Hemiptera. Ibid. 1906.

Wilson, F. B. 1906. Studies on chromosomes III. The sexual differences of the chromosome groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. Ibid. Vol. III. 1906.

—— 1905. The chromosomes in relation of the determination of sex in insects. Ibid. Vol. II. 1905.

Winiwarter, H. von. 1900. Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. Biologie. Vol. 17. 1900.

Woltereck, R. 1898. Zur Bildung und Entwicklung des Ostrakodeneies usw. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 64. 1898.

Zweiger, 1906. Die Spermatogenese von Forficula auricularia L. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. 42. 1906.

Erklärung der Figuren.

Sämtliche Figuren wurden, soweit nichts andres angegeben ist, bei 1000facher Vergrößerung mittels des Abbeschen Zeichenapparates auf der Höhe des Arbeitstisches entworfen (Leitz. Ölimm $^{1}/_{12}$, Okul. 4).

Tafel XVI.

(Oedipoda.)

Fig. 1. Ruhende Spermatogonien.

Fig. 2. Spermatogonien nach der Teilung.

Fig. 3. Äquatorialplatte eines Spermatogoniums.

Fig. 4, 5, 6, 7, 8. Ausbildung von Bläschen um jedes Chromosom.

Fig. 9, 10, 11. Weitere Spermatogonienteilung.

Fig. 12. Telophase der letzten Spermatogonienteilung.

Fig. 13, 14, 18. Auflösung der Chromosomen.

Fig. 18. Teilung des accessorischen Chromosoms.

Fig. 15, 16, 17. Degenerative Spermatogonien.

Fig. 19. Leptotänes Bukettstadium; access. Chrom. nicht getroffen.

Fig. 20. Ebenfalls, die beiden Teilprodukte des access. Chromosoms nach dem Pol zu orientiert. Abströmungsprozeß.

Fig. 21, 22. Diplotänes Bukettstadium. Abströmungsprozeß der Teilprodukte des accessorischen Chromosoms.

Fig. 23—30. Der Abströmungsprozeß des accessorischen Chromosoms durch die Obstsche Nucleolenfärbung dargestellt.

Fig. 23. Das accessorische Chromosom noch ungeteilt.

Fig. 24. Das accessorische Chromosom teilt sich.

Fig. 25. Abströmungsfäden. Ein Teilprodukt wird achromatisch.

Fig. 26—30. Weitere Schicksale des sich erhaltenden und des sich auflösenden Teiles.

Fig. 31—35. Degenerationsstadien junger Spermatocyten 1. Ordnung.

Fig. 32, 33, 34. Das accessorische Chromosom spielt eine eigene Rolle.

Fig. 36. Diplotänes Bukettstadium mit accessorischem Chromosom schräg von oben gesehen.

Tafel XVII.

(Oedipoda, Pezzotettyx.)

Fig. 37—46. Tetradenbildung.

Fig. 37. Auflösung des Bukettstadiums. Querspalt.

Fig. 38. Querspalt!

Fig. 39. Fortschreitende Verdichtung der Schleifen.

Fig. 40. Die längsgespaltenen Schleifen biegen um.

Fig. 41, 42, 43. Verschiedene Tetraden.

Fig. 44. Das accessorische Chromosom längsgespalten (stark extrahiert).

Fig. 45. Ringtetraden und accessorisches Chromosom.

Fig. 46. Die Ringöffnung ist verschwunden. An der Membran das accessorische Chromosom.

Fig. 47—53. Stadien der ersten Reifeteilung.

Fig. 47. Äquatorialplatte mit unfertigen Tetraden.

Fig. 48. Äquatorialplatte. 11 Tetraden und das accessorische Chromosom.

Fig. 49. Das accessorische Chromosom rückt nach einem Pol.

Fig. 54. 55. *Pezzotettyx pedestris.*

Fig. 54. Diplotänes Bukettstadium, die beiden Derivate des accessorischen Chromosoms nach dem gemeinsamen Pol strebend.

Fig. 55. Erste Reifeteilung mit typischer Teilungsform (rechts).

Tafel XVIII.

(Oedipoda.)

Fig. 56—60. Teilung der Spermatocyten I. Ordnung.

Fig. 61. Ruhestadium (zwischen erster und zweiter Reifeteilung; längsgespaltenes Chromosom; accessorisches Chromosom.

Fig. 62—74. Zweite Reifeteilung.

Fig. 62. Auflösung des Kerns, wandernde Centriolen.

Fig. 63, 64. Gestaltung der Äquatorialplatte.

Fig. 65. Zweite Reifeteilung von der Seite. Die Chromosomen sind längsgespalten.

Fig. 66. Äquatorialplatte mit zwölf Chromosomen, darunter das accessorische.

Fig. 67. Äquatorialplatte mit elf Chromosomen.

Fig. 68—71. Auseinanderweichende Chromosomen.

Fig. 72—74. Teilung des Plasmas, des Chromidiums, der Verbindungsfasern.

Tafel XIX.

(Oedipoda, Decticus, Locusta.)

Fig. 75—81. Zur Spermatidenbildung von Oedipoda.

Fig. 75. Zwei gleiche Centriolen; das accessorische Chromoson noch sichtbar.

Fig. 76. Das eine Centriol ist ein Ringcentriol geworden.

Fig. 77. Das stäbchenförmige Centriol ist an die Seite gewandert.

Fig. 78. Reduktion der Kern- und Plasmamenge.

Fig. 79. Das stäbchenförmige Centriol beinahe an der Spitze.

Fig. 80. Das stäbchenförmige Centriol hat die Spitze erreicht.

Fig. 81. Späteres Spermatidenstadium. Das Spitzencentriol ist verschwunden.

Fig. 82—88. Zur Spermatogenese von *Decticus verrucosus.*

Fig. 82. Spermatogonienäqatorialplatte.

Fig. 83. Unvollständige Kernbildung; das accessorische Chromosom bleibt kompakt, liegt in einer eigenen Vacuole.

Fig. 84. Junge Spermatocyte. Kernbildung. Das accessorische Chromosom kompakt, im Plasma.

Fig. 85, 86. Fortgeschrittene Spermatocyten. Accessorisches Chromosom ins Kernbläschen gelangt.

Fig. 87. Diplotänes Bukettstadium. Accessorisches Chromosom mit Abströmungsfortsatz. Nucleolus.

Fig. 88. Spermatide; accessorisches Chromosom am Ringcentriol.

Fig. 89—92. Spermatocyten von *Locusta viridissima.*

Fig. 89, 90, 91. Bukettstadium; accessorisches Chromosom mit Abströmungsfortsatz. Nucleolen.

Fig. 92. Verschiedene Formen des accessorischen Chromosoms während des Bukettstadiums.

Tafel XX.

(*Gryllus campestris*, Ovar.)

Fig. 93—98. Endfaden des Ovars.

Fig. 93. Übersichtsbild, bei Beginn der Keimzone.

Fig. 94—98. Die Mitose der Endfadenzellen.

Fig. 99, 100. Accessorischer Körper von oben.

Fig. 101—104. Accessorischer Körper von der Seite; die Chromosomen teilweise sich zur Teilung vorbereitend.

Fig. 104. Teilung desselben.

Fig. 105, 106. Ovogonien vor der Teilung. Tetraden; accessorischer Körper.

Fig. 107. Habitusbild. Teilungen (Metaphase und Anaphase); ungleiche Verteilung des accessorischen Körpers.

Fig. 108—115. Ovogonienteilungen.

Fig. 109. Äquatorialplatte.

Fig. 112. Interessante Telophase mit accessorischem Körper.

Fig. 113, 114. Mitosen aus einer zweiten Ovogoniengeneration.

Fig. 115. Nächstes Stadium. Accessorischer Körper in nur einer Tochterzelle.

Fig. 116. Habitusbild. Nach der letzten Ovogonienteilung rekonstruierte Kerne. Allmähliche Bildung des Bukettstadiums; dieses und Synapsis.

Fig. 117, 118. Das Bukettstadium einleitende Vorgänge.

Tafel XXI.

(*Gryllus campestris*, Ovar.)

Fig. 119. Junges Bukettstadium; Chromidialaustritt, der accessorische Körper in Beziehung zum Pol.

Fig. 120—130. Bukettstadien.

Fig. 120. Der accessorische Körper hat einen Abströmungsfortsatz gebildet. Leptotänstadium.

Fig. 121. Maximale Kontraktion des Buketts (Synapsis) vgl. Fig. 116.

Fig. 122. Der accessorische Körper erscheint traubig vacuolisiert.

Fig. 123. Querspalt der Schleifen an zwei Stellen. Accessorischer Körper nicht im Schnitt.

Fig. 124. Der accessorische Körper in zwei zerfallen.

Fig. 126. Der Abströmungsfortsatz des accessorischen Körpers längsgespalten. Auch die übrigen Schleifen. Diplotänstadium.

Fig. 129. Diplotänstadium. Beginnende Auflösung des Buketts. Der accessorische Körper in Granula zerfallen.

Fig. 130. Fortgeschrittene Auflösung des Buketts. Der accessorische Körper hat seinen Fortsatz verloren.

Fig. 131—136. Allmähliche Auflösung der Tetradenchromosomen.

Fig. 131. Der accessorische Körper vacuolisiert.

Fig. 132. Das Ei wächst. Der accessorische Körper granuliert mit kompaktem Centrum.

Fig. 134, 135. Längs- und Querspalt ist noch zu sehen.

Fig. 136. Die Chromosomenauflösung bereits sehr weit fortgeschritten.

Fig. 137—143. Zerfall des accessorischen Körpers und weitere Auflösung der Tetraden.

Fig. 137. Chromosomen nur schwach färbbar zu erkennen.

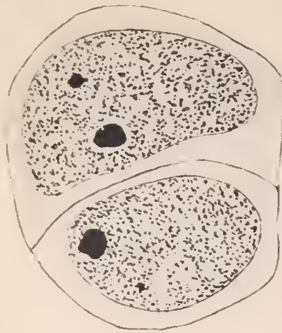
Fig. 138. Zerfall des accessorischen Körpers. Die Reste des Chromosomenchromatins verteilen sich immer gleichmäßiger.

Fig. 139, 140, 141. Imm. $^1/_{12}$. Okul. 1. Delafieldsches Hämatoxylin, Eosin. Allmählicher körniger Zerfall, dunkle Centren im accessorischen Körper, Nucleolen.

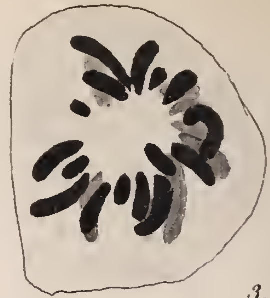
Fig. 142. Definitiver Zustand. Gleichförmig verteilte Granula vom accessorischen Körper (stark färbbar), dazwischen schwach färbbare) Granulation, von den Tetradenchromosomen stammend.

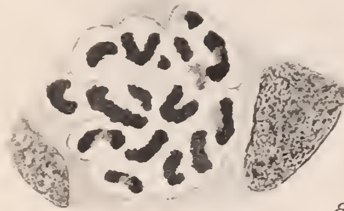
Fig. 143. Imm. $^1/_{12}$. Okul. 1. Zwei Eizellen, degenerierte Zellen verdauend.




1.

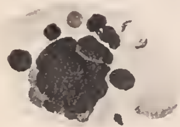

2.


3.

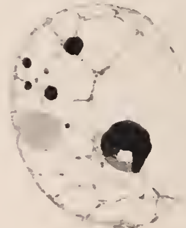

8.

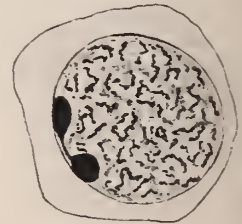

9.


10.


15.


16.


17.


18.

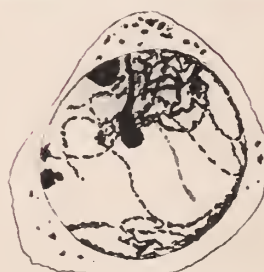

23.

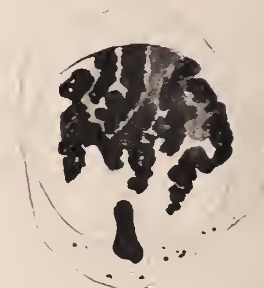

24.


25.


26.

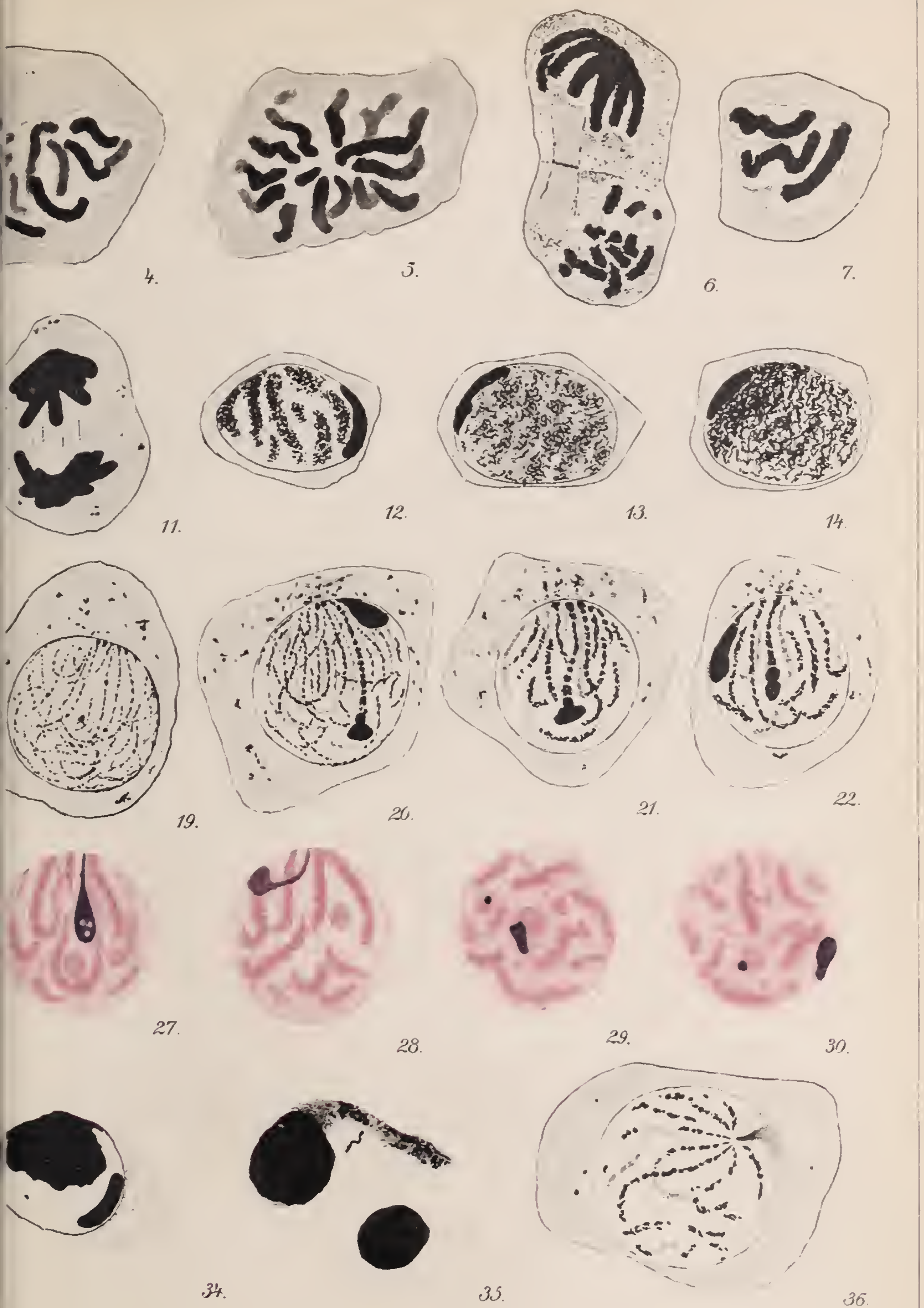

31.


32.


33.

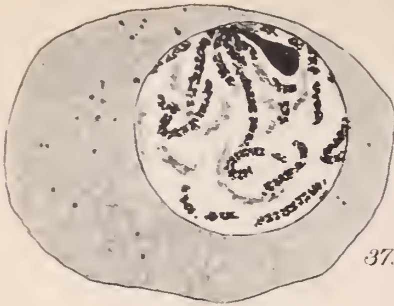
P. Buchner gez.

Verlag v Wilhelm E



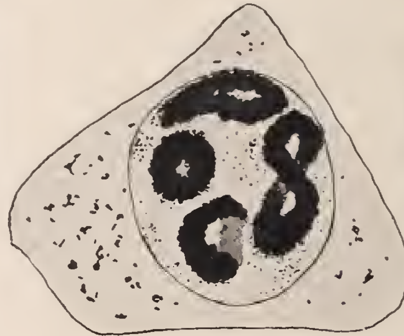
mann, Leipzig

Lichtdruck v. C. G. Roder G.m.b.H. Leipzig

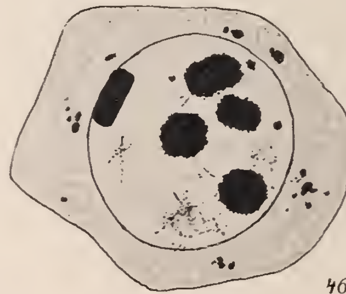

37.

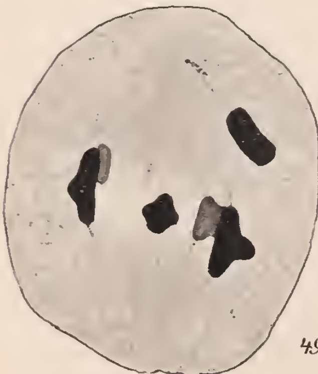

38.

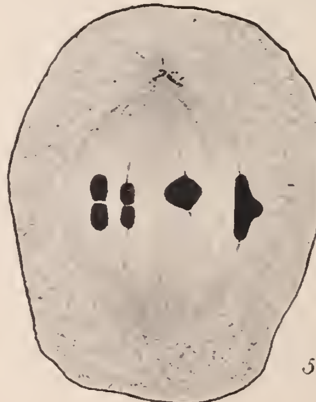

41.


42.


45.


46.


49.


50.

P. Buchner gez.

Verlag v. Wilhe

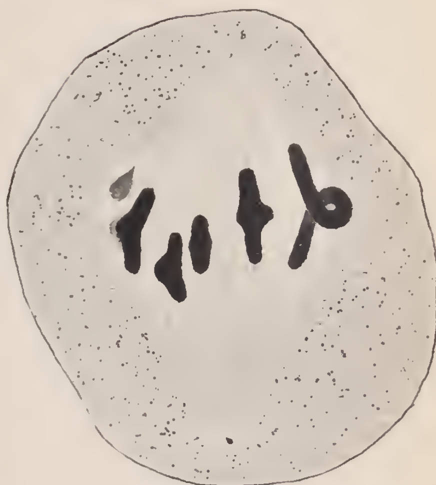

39.


40.


54.

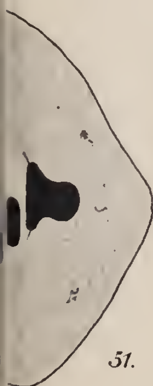

43.


44.

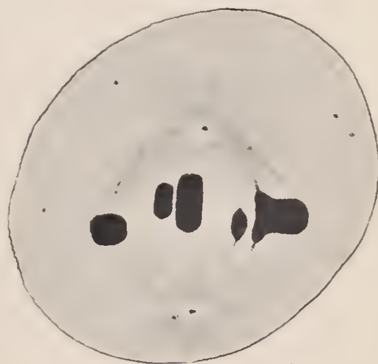

55.


47.


48.


51.


52.


53.

…mann, Leipzig.



56.



57.





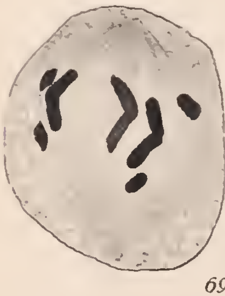
62.



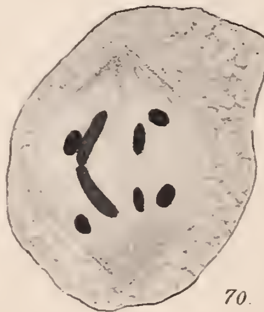
63.



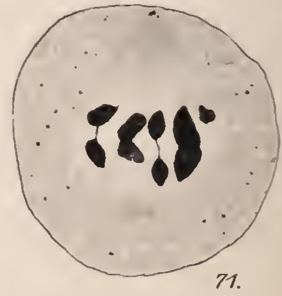
64.



69.



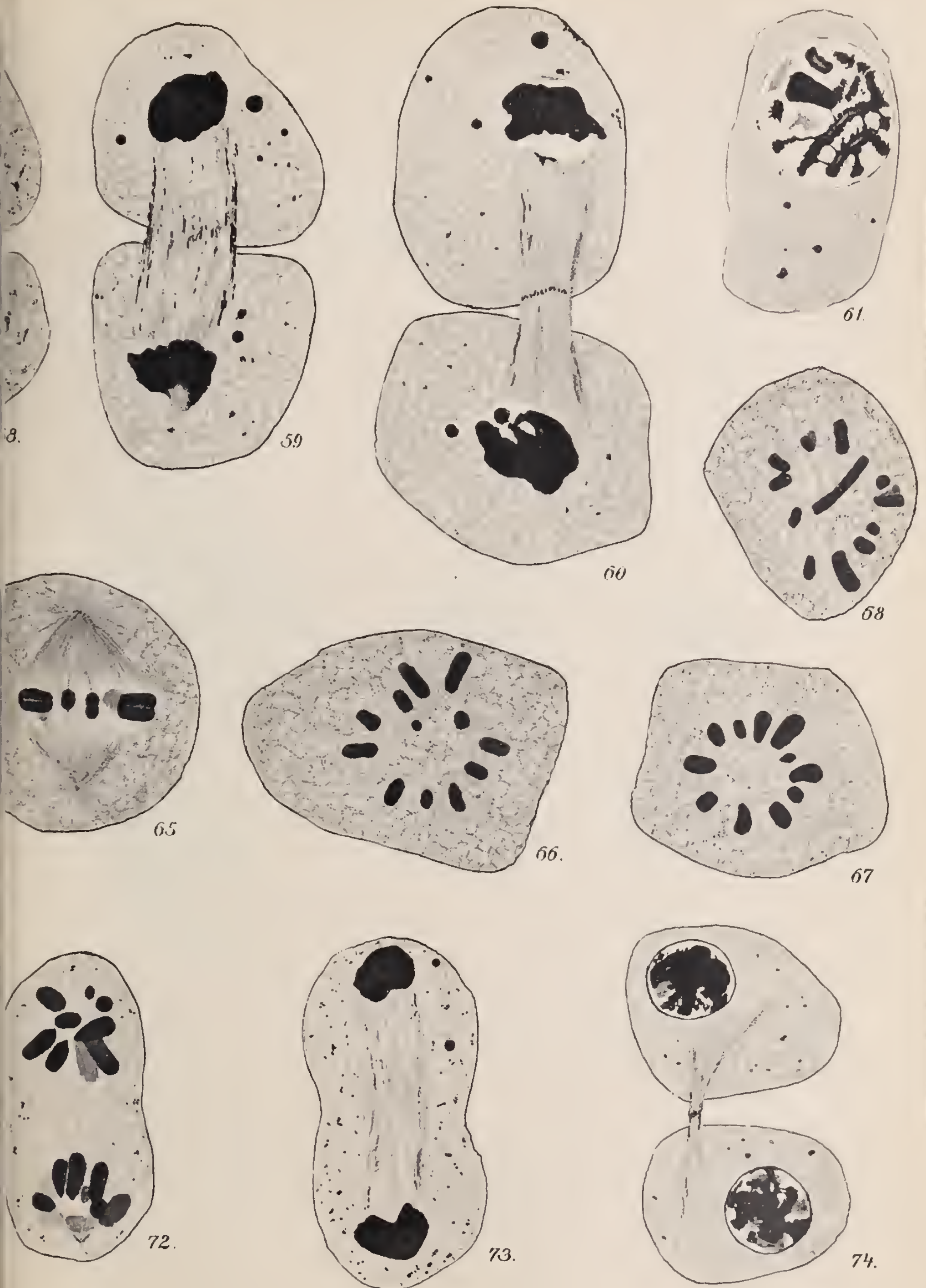
70.



71.

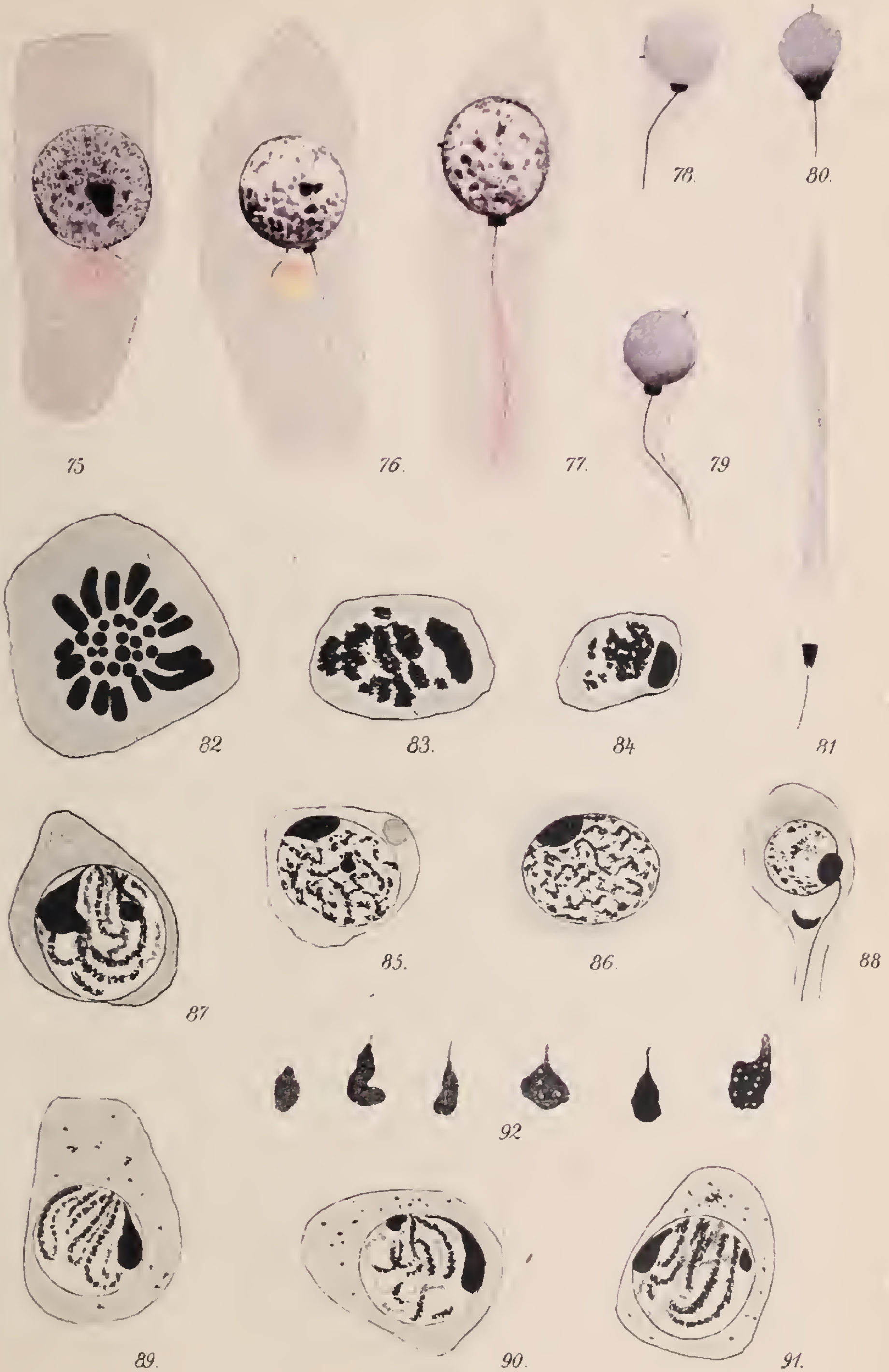
P. Buchner gez.

Verlag v. Wilhelm E...

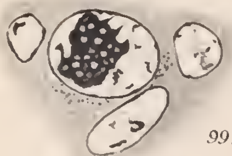


…nn, Leipzig

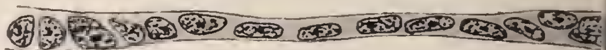
Lichtdruck v. C.G. Röder, G.m.b.H. Leipzig



Verlag v Wilhelm Engelmann, Leipzig



99.





94.



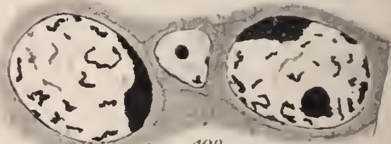
95.



100.



101.



102.



107.



108.



113.



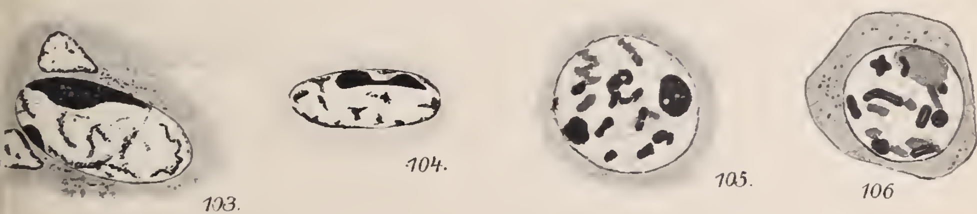
114.

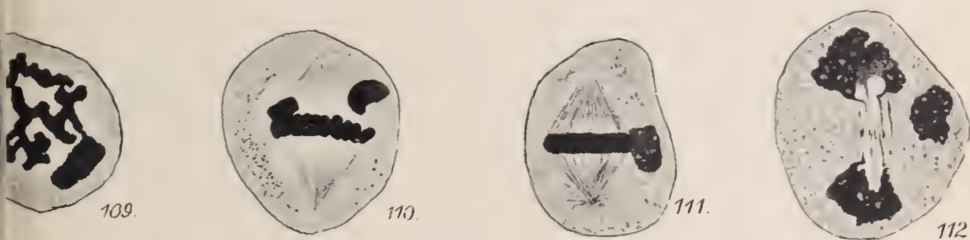


115.

Verlag v. W





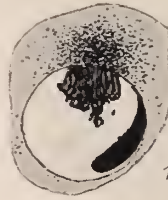




Engelmann, Leipzig

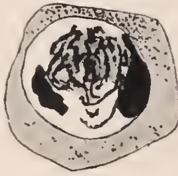

119.


120.


121.


12


123


124.


125.




127.

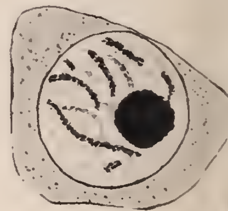

128.


129.

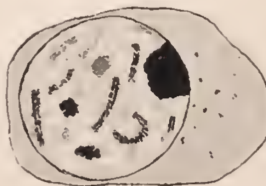


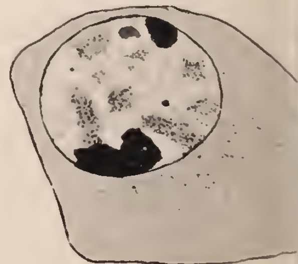

131.

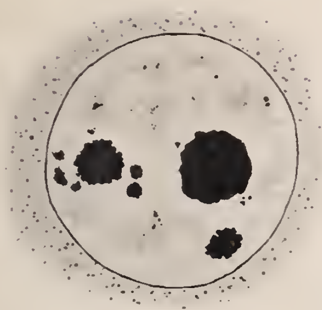

132.

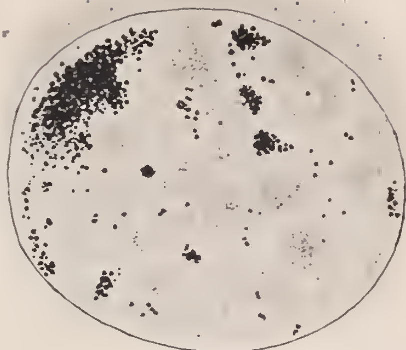

133.


134

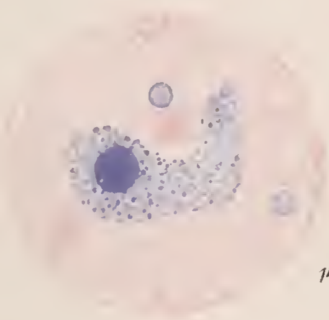

135.

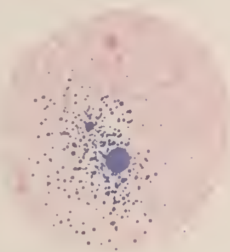


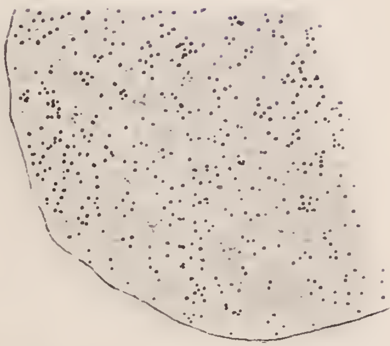

137


138.


139


140


141


142.


136.

143.

...mann, Leipzig

Lichtdruck v. G. Reder G.m.b.H. Leipzig.

The Prophase in the Ovigenesis and the Spermatogenesis of Planaria lactea O. F. M. (Dendrocoelum lacteum Oerst.)

By

George Arnold.

University of Liverpool.

With 1 figure in the text and plates XXII—XXIII.

The following observations deal with the maturation of the eggs of *Planaria lactea*, from the resting stage, up to the late prophase, (Stade préspirématique à noyaux réticulés to Stade postspirématique à noyaux diplotènes of Grégoire,) and with the whole of the Spermatogenesis. It is the object of this paper to show that in *Pl. lactea*, the formation of the heterotypic gemini is not brought about by the longitudinal approximation of somatic univalent chromosomes in the early prophases, but that the spireme segments appear from the very commencement, that is at the stage at which they can first be definitely distinguished, in a number which is equal to half that of the somatic chromosomes, and that the longitudinal split which makes its appearance in these segments, is not to be interpreted as the space between two univalent segments which have united along their length, but is merely a temporary condition, and foreshadowing the plane of division of the daughter chromosomes of the 2nd. division; i. e., the homotype chromosomes.

This view has been strenuously opposed by H. von Winiwarter, Grégoire, Janssens, Mollé and others. Looked at by itself, it is

difficult to understand why this interpretation of the formation of the gemini should be rejected, except for an extreme desire for cytological unity.

On the other hand, the above interpretation of the manner of the formation of the heterotype gemini has been supported by MOTTIER, SCHAFFNER, MONTGOMERY, MEVES, GOLDSCHMIDT, POPOFF and FARMER-MOORE, to mention no others. Of the work of the latter authors, GRÉGOIRE ('07) complains that they have entirely overlooked the stages which he calls leptotene and zygotene. "D'autre part, FARMER-MOORE, ainsi que nous verrons ont complètement négligé dans leurs recherches l'étude des noyaux leptotènes et zygotènes; ils passent directement du stade de réseau au stade de pachynema ou spirème épais."

Now in both the ovi-and spermatogenesis of *Pl. lactea* these two stages can be made out with great clearness, but as will be subsequently shown they do not support GRÉGOIRE's interpretation of longitudinal approximation.

Before proceeding to describe in detail the prophasic changes which form the subject of this paper, it is necessary to consider the phenomenon of synapsis, and the view entertained by some authors that it is an artifact, resulting from imperfect fixation. This is the opinion of amongst others MEVES, GRÉGOIRE, JANSSENS, MOLLÉ, and in spite of the fact that the synapsis has been seen in living cells by Miss SARGENT ('97) and BERGHS ('04). JANSSENS ('05) declares that at this particular stage, the nucleus possesses a marked sensibility to fixatives („une sensibilité toute spéciale aux réactifs") and that it probably contains a substance „susceptible de coagulation facile avec contraction concomitante". For this however he brings forward no proof, and it can but be regarded as a gratuitous assumption. True, he says that in badly fixed testes of *Batrachoseps*, synaptene nuclei are numerous. But if the presence of numerous cells in the synaptic stage is to be regarded as the criterion of bad fixation, that is merely begging the question.

MEVES' opinion is quite clear. Reviewing the synapsis in his paper on the spermatogenesis of the Honey-bee ('07) he says: „Was nun zunächst die Zusammenballung anbetrifft, so bin ich durchaus der Meinung, daß sie einzig und allein durch die Wirkung der angewandten Reagentien hervorgebracht wird. . . . Jedoch muß die Tendenz des Chromatingerüstes, zu einer bestimmten Periode sich zusammenzuziehen, zugegeben werden: denn auf Stadien, die vor oder

hinter ihr liegen, findet man auch im Innern der Schnitte an gut fixierten Präparaten keine Schrumpfung."

The artificial character of synapsis is quite evident to Mc Clung ('00) because: „When observed, the mass of the chromatin is always to be found in the region of the nucleus opposite to the point at which the fixing or dehydrating fluids had free entrance."

This has not been my experience, and I shall now give some reasons for considering the synapsis a natural condition of the cells at that stage in their history in which it occurs. I have observed the synaptic stages in testis cells of the living animal (*Pl. lactea*), teased up in normal saline solution containing a trace of Neutral Red. Mr. Walker of this Laboratory has also seen the synapsis in the living cells of the testes of mouse, guinea-pig, and rat. Immediately after the animals had been killed, he took portions of the testes and immersed them in normal salt solution, with a very little Methylene Blue.

The Planaria are eminently suitable for good and complete fixation.

I have fixed them with Flemming's strong and weak, Hermann's, Zenker's (my modification)[1] Lo Bianco's, and concentrated sublimate solutions. The best of these is Flemming's strong solution. The animal is put into a watchglass, and all the water drained off. Then 3 or 4 ccs of Flemming is quickly poured over it. This causes the animal to curl up at first, but it again quickly extends to almost its natural length. All this takes place in less than 30 seconds, by which time the outer skin of the planarian is sufficiently hardened to permit of it being raised across a brush, and then cut into small pieces from less than 1 mm to several mm thick. In *Pl. lactea*, in adult specimens, such pieces then are about 3 or 4 mm $\times$ 2 mm $\times$ 5 or 1 mm. These small pieces are cut while the animal, the scissors, and brush, are immersed in the fixative. Can it be said that such small portions of the animal bathed on all sides by the fixative are insufficiently and badly fixed? It is most unlikely, and even in the very

---

[1] I have used the following modification of Zenker's fluid in which Copper sulphate is substituted for Sodium sulphate, which seems to counteract the swelling action of the acetic acid more completely.

Potassium Bichromate	2.5 gm	in 100 ccs saturated aqueous solution of Perchloride of Mercury.
Copper sulphate	1 "	
Glacial acetic acid	10 ccs	

outermost microtome section of such material, I have observed numerous and typical synapses, in fact in those very osmicated portions where, according to the authors above cited, no synapsis is seen.

Nor is the chromatin massed to the exterior side of the cells in the fashion described by Mc Clung and quoted above. On the contrary, in this animal even in adjacent cells the chromatin is sometimes massed in each at quite different parts (with reference to the direction of the fixative) of the nucleus.

If then we find synapses in even the external layers of the tissue, and which first come into contact with the fixative, we are well justified in assuming that the synapsis is not an artificial product, and in reference to the material under discussion, it does not seem logical to say the synapsis is unnatural, but due to a condition of the cells in that particular stage, which permits the fixative to bring about a contraction of the chromatin.

Moreover, I have shown that in the spermatocytes I of *Hydrophilus piceus* (Arnold '08) there occurs a synapsis in which the contraction is towards the centre and not as usual, to one side of the nucleus.

Apparently a similar synapsis occurs in the oocytes of *Daphnia pulex* figured by A. Kühn ('08), where the chromatin contracts round a centrally placed nucleolus.

If according to Meves and others the effect of the reagents used is such that the chromatin and linin is strongly contracted to one side, how are we to explain that in *Daphnia* and *Hydrophilus*, the contraction is to the centre of the nucleus? It is unlikely that the same reagent (Flemming e. g.) should give two such entirely different results.

Stains and fixatives used.

I have used Flemming's strong fixative in preference to the others mentioned above, but Zenker's is very useful for showing the reticular nature of the cytoplasm in the oocytes.

The material was immersed in Flemming's solution for 6 to 12 hours, and in Zenker for 4 to 6 hours.

The stains chiefly used were, —

1. A triple stain, Saffranine, — Methylene-blue, — and Orange G. For this stain the sections are mordanted (on the slides) for five minutes in a solution of Potassium Iodide and Iodine (equal

parts) in 40% alcohol. This solution should be of a rich brown-red colour. The slides are then washed in water. Then immersed in (a) Saffranin O. (saturated solution in 75% alcohol) for 4 hours, then washed in water and immersed in (b) Methylene-blue (a solution made up as follows, 7 gr. Methylene-blue 1/2 Bicarbonate of Soda, in 100 cc. distilled water) for 5 to 15 minutes; then washed in water and brought up through rising grades of alcohol to (c) a solution of Orange G. in Clove Oil. This is the differentiating fluid, and the slides should be left in until sections have a pale blue colour. The cytoplasm is stained orange. Cytoplasmic reticulum blue. Chromatin purple, nucleolus red, centrosomes red. Except when otherwise stated all the figures have been drawn from preparations stained with this triple stain.

2. This triple stain may be varied by using for (a) a saturated solution of Basic Fuchsine in 75% alcohol. But in this case the Methylene-blue is more basic than the Fuchsine. Chromatin is bright blue, nucleoli bright red, cytoplasmic reticulum and connective tissue red.

3. Thionin and Orange G. The Thionin should be a saturated solution in 70% alcohol. This stain does not show up the yolk globules in the oocytes.

4. Heidenhain's Iron-Alum Haematoxylin.

PART I: — The resting nucleus and prophase in the ovigenesis of Planaria lactea.

The ovigenesis in the Freshwater Planaria has been worked out by E. Mattiesen for *Planaria torva* ('04), and by W. Schleip for *Pl. gonocephala* ('06), and also in a new species *Pl. simplicissima* by Curtis ('00).

The description of the earlier stages of the maturation differs not inconsiderably in the work of the first two authors, and my results differ from theirs in some important particulars, which will be referred to in order.

In quite young ovaries only two sorts of cells are seen — „Stock-cells" (Stammzellen), and egg cells in the earliest stage of development. In older ovaries, besides these two, there are seen the follicle cells lying between the eggs which are in various stages of development.

The follicle cells arise from the Stammzellen like the egg cells, and as has been pointed out by various authors, are really only egg

cells, whose development is inhibited at a certain stage, their function being to serve as nourishment to the egg cells.

Some of the eggs which I shall call secondary eggs, never proceed beyond the middle prophase or pachytene stage (Fig. 10, Pl. 1). After reaching this stage they seem to gradually degenerate, the cytoplasm decreasing, and the spireme (if the cell has advanced so far) massing together in the nucleus into irregular lumps[1]. As these secondary eggs get smaller, the definite ova get larger, and in the cytoplasm of the latter, yolk globules appear, till at last in the late prophase, the whole nucleus is surrounded by numerous yolk globules of various sizes (See Figs. 11, 12, 14 and 15). Sections stained with Thionin and Orange G. (Figs. 13 and 16) do not show these globules.

The stage preceding the maturation i. e. the resting stage of the previous oogonial division is seen in Figs. 1 and 17. Possibly Fig. 17 is slightly earlier than Fig. 1.

The nucleus contains numerous small chromatin masses connected together by thin strands of linin, along which are scattered minute granules. No nucleolus is visible. The cytoplasm is fairly homogeneous, showing very faintly the fibrillar structure which becomes so marked in the later stages.

The next stage is the commencement of the growth period. The cell is noticeably larger, and moreover, a large nucleolus now makes its appearance, and in the cytoplasm one or more small chromatic granules appear (Fig. 18).

It will not be necessary to go into minute details of the changes which lead up to the formation of the thin spireme as the seriation from Figs. 1 to 5, Plate I. is sufficiently clear. But in order to avoid the charge of having missed any important stage, I have figured several intermediate stages, so that the complete seriation is as follows. — Figs. 17, 1, 18, 19, 2, 3, 20, 4, 21, 22 and 5. In Figs. 18, 19 and 2, it will be seen that the chromatin aggregations are no longer noticeable, the linin threads are more evenly covered with chromatin and the nucleus is very much larger than in the resting stage. Here and there two threads are seen to run parallel for some distance (Figs. 18 and 19), only to diverge widely apart farther on.

---

[1]) Schleip has described these degenerating ova, and his suggestion that they serve as nourishment for those eggs which eventually complete the maturation, is most probable, and with which my own observations are entirely in accord.

At the stage illustrated in Fig. 4, Pl. I, the spireme is definitely formed, approximately of the same thickness throughout and evenly chromatic. From this point up to the middle of the synapsis (Figs. 4, 21, 22 and 5) we are dealing obviously with leptotene nuclei, like those described by GRÉGOIRE in *Allium* and *Osmunda*. The longitudinal pairing of the univalent spireme segments is completed, GRÉGOIRE contends, at about the middle of the synapsis, giving rise to the thick spireme or pachynema.

Before reviewing what occurs in Planaria during these phases, it is necessary to point out a serious gap in GRÉGOIRE's work ('07).

In no part of his paper do we learn exactly how the univalent spireme threads pair up in the zygotene nuclei.

On page 377, referring to his figures for *Allium fistulosum* he says. „La fig. 45 représente des filaments minces qui, comme le montre la série des figs. 37, 38, 40, 42 et 43 viennent à peine de se différencir aux depens du réseau chromatique et qui entrent en contraction; plusieurs d'entre eux sont clairement conjugués deux par deux. Dans le fig. 46 et 47 (zygotene nuclei) un peu plus avancée et à noyau plus contracté, l'association par paires est accomplie pour tous les filaments."

From this one might gather that the pairing starts very early in the leptotene stage and is finished in the zygotene. But this is not so, for on page 390, he expressly says of Figs. 42, 43 and 44, which ,,offrent des parallélismes entre certains de leur filaments. Nous pensons cependant que ce n'est pas là le début de l'accolement chromosomique, mais un résultat de la transformation du réseau en filaments".

Evidently then, the pairing takes place wholly in the zytogene stage, and it is exactly in this stage in which GRÉGOIRE fails to show the modus operandi of the pairing.

In my Figs. 21 and 22, it will be seen that one or two threads lie close together and parallel, but only for a short distance, and such parallelism is entirely accidental.

The conclusion to be drawn from the series of Figs. 20, 4, 21, 22, 5, 6 and 7, is that the spireme is at first very long and thin and fills up the whole nucleus; each segment of the spireme slowly condenses and shortens, but at the same time the nucleus and the nuclear sap is continually increasing, so that eventually the spireme fails to fill up the whole nuclear cavity which has become much too large for it (Fig. 7). Therefore, the synaptic figure is the result, not of contraction, but condensation.

It must not be forgotten that the cell from the time it leaves the resting stage up to this, is steadily growing, and the nucleo-plasmic ratio increases even more rapidly. Whether the view advanced by Hertwig and Popoff that the two synapses represent suppressed attempts at nuclear division is correct or not, there can be no doubt that in the synaptic stage, the nucleus has enormously increased in volume, quite out of proportion to the increase which has taken place in the cytoplasm. The nucleus is in a condition of tension with regard to the cytoplasm, but its contents are in a state of stress, and this is quite sufficient to bring about a marked condensation of all the heavier particles (chromatin) embedded in the lighter nuclear sap. It is not suggested that any importance is to be ascribed to the synapsis *qua* synapsis, but I have endeavoured to show that the synapsis is a normal condition of the cell at a certain period of its history, and not an artifact.

In *Planaria lactea*, as in *Planaria gonocephala*, the number of somatic chromosomes is 16. And just before the synaptic climax, as in Fig. 7, it is possible to trace each segment, and ascertain the number of segments, which is 8.

It would be difficult to find cells showing the longitudinal split more clearly than the oocytes and spermatocytes of *Planaria lactea*.

Even before the synapsis has reached its culminating point (Fig. 5) it is noticeable in the arc of one or two segments. Each segment has the appearance of a simple band of linin, with the chromatic granules arranged on each side (Fig. 8a and b). The divergence of the split halves of each segment is greatest at the period of greatest condensation (Fig. 8), and is continued for some time after. I have not seen any synapses comparable to those figured by Mattiesen for *Pl. torva*. His figures 8 and 9 seem to indicate a real contraction, brought about by too sudden dehydration. The split closes up sooner in the oocytes than in the spermatocytes, for in the latter traces of the split may be seen in the late prophase (diakinesis, Häcker) see Fig. 33.

At the commencement of the synapsis (Fig. 7), yolk globules begin to appear in the cytoplasm. At the same time, while the nucleolus in the nucleus becomes increasingly fainter, but no smaller, the chromatic granules in the cytoplasm (Figs. 7, 9 and 11), become larger, and are stained yet more deeply than before by the basic stains.

As said before, concurrently with the increase in size of the definite ova, the „secondary" ova become smaller. It is probable that the great part of their substance passes over to the definite ova by osmosis.

In *Planaria torva*, MATTIESEN finds the nucleolus disappears shortly after the synapsis. Here on the contrary, the nucleolus is plainly visible right through the prophase. Before going any further, it is necessary now to refer to SCHLEIP's results with *Planaria gonocephala* ('06). Possibly, owing to the small scale on which his figures are drawn, a greater difference than really exists, appears between his figures of the leptotene nuclei and mine. But I have totally failed to find anything in *Pl. lactea*, comparable to his figs. 11 and 12 of zygotene nuclei. In these, especially fig. 11, two sorts of segments are sharply contrasted, one twice as thick as the other. As far as *Pl. lactea* is concerned, it certainly cannot be said that „niemals finden wir irgend welche Zwischenstufen in der Dicke des Fadens". On the contrary, a glance at fig. 1, plate I, is sufficient to show that all the segments are not of even thickness, some segments have gone a degree further in condensation than others.

At the earliest stage (Fig. 4) in which they are definitely apparent, the spireme segments are very long and take many turns round the nuclear cavity, and therefore it is not possible to count them with certainty. But in the commencement of, and during the synapsis, it is clearly evident, with a little careful manipulation of the fine adjustment, that there are 8 segments, and therefore we may justly assume that from the very commencement of its formation the spireme is composed of 8 separate segments. In order to see this, it is necessary to cut the sections at least 14 μ thick, so as to take in the whole of the nucleus in one section, and it is possible that SCHLEIP failed to do so, on account of the thinness of his sections which he puts at 7,5 μ. In such thick sections, it is quite easy to see that the spireme segments make several turns round the nuclear cavity (see figs. 4 and 5), and therefore when they are cut across transversely, one naturally sees, as in SCHLEIP's fig. 8, more than 16 free ends, but this is no justification for the assumption that in the leptotene nuclei there are 16 separate segments, which pair up longitudinally later on to 8.

These conclusions are in striking agreement with those of GOLDSCHMIDT ('08) on the early stages of the maturation of the oocytes in *Dicrocoelium lanceatum*. Indeed, the only difference is that I have

not been able to observe the transverse achromatic bridge in the middle of each segment.

Schockaert, in his work on *Thysanozoon* ('00 and '01) has described a similar state of affairs, which he thinks fully support the theory of an end-to-end junction of the somatic chromosomes.

For the later stages, up to the formation of the gemini, about to be described, my results do not differ largely from those of Schleip, but his interpretation does differ of course, owing to his contention that the thick spireme is formed by the longitudinal pairing of univalent threads. But, like Schleip, I have also failed to find anything in these later stages of the prophase similar to the pseudo-tetrad formation described by Mattiesen.

After the synapsis, which as has already been pointed out, represents a period of extreme condensation of both the linin and chromatin, the spireme segments open out again and lie loosely in the nucleus near its periphery (Fig. 9).

The chromatin now gradually leaves the ends of and masses up towards the middle of each linin band. This takes some time (Figs. 10, 11, 12 and 13), but eventually the microsome granules which make up the chromatin are no longer separately distinguishable, so thickly does the chromatin condense towards the middle. In this way, the ends of each spireme segment consist of linin almost devoid of any but the smallest chromatin particles (see Fig. 13 lin). These free ends stain more and more faintly and apparently dissolve in the nuclear sap, leaving behind thin shreds, dotted here and there with the minutest of chromatin granules (Figs. 14, 15 and 16).

In sections stained with Heidenhain's Iron Alum-Haematoxylin, the linin is not stained, or only very indistinctly, so that in a cell in which the chromatin has not completely condensed (Fig. 14), the chromatin masses appear entirely separated from each other. Probably this explains Mattiesen's pseudo-tetrads, as he used that stain. But when stained with the triple stain described above, the linin shows up most clearly, and the continuity of each segment is apparent. The chromatin now becomes more evently distributed in the remains of the linin segments. The ends of these segments now bend over and form the characteristic loops, and eight-shaped figures (Figs. 15 and 16).

The triple stain used does not seem to stain the centrosomes, as judging by the condition of the nucleus they ought to be seen in Figs. 15 and 16. However, Fig. 13 stained with Thionin and Orange G, shows the aster and fibres very clearly.

I have not been able to obtain material showing the oocytes in a stage later than shown in Fig. 16, and therefore am not able to give figures of the heterotype gemini, but doubtless they do not differ from those of the male cells, which will now be described.

PART II: — Spermatogenesis.

Recently the spermatogenesis of *Pl. gonocephala* has been worked out by SCHLEIP ('07) as far as the earliest stage in the formation of the spermatid.

In view of the fact that his interpretation of the spermatogenesis is the same as for the ovigenesis, it will not be necessary to refer to his results with reference to the formation of the gemini &c., as the criticisms advanced above apply with equal force here. But he has overlooked a very important stage, the resting stage of the 2nd. meiotic division, which will be described in its place. I have also been able to work out the later changes in the spermatid, leading up to the formation of the free spermatozoon, which he does not describe at all.

The earlier stages Figs. 23—27 of the 1st. meiotic division of the spermatogenesis differ but little from those described in the ovigenesis.

The resting stage (Fig. 23), shows a nucleus in which there are numerous chromatin granules connected together by a thin linin network. There is also a nucleolus. Contrary to the experience of SCHLEIP with *Pl. gonocephala,* in *Pl. lactea* the achromatic linin network and the nuclear membrane are clearly visible. The former is hardly stained in haematoxylin preparations, which perhaps accounts for SCHLEIP's inability to recognise it, as he used only haematoxylin with Bordeaux red and Picrocarmine as counter stains. But the nuclear membrane is always clearly visible even with haematoxylin, and how he failed to see it is unaccountable.

The nucleolus very soon disappears, for there is no sign of it in the leptotene nuclei (Figs. 25 and 26). The cytoplasm of the spermatocytes, is very different from that of the oocytes. At no time do we see in it that coarse fibrillar structure which is so characteristic of the latter, and up to the telophase of the 1st. meiotic division only one chromatin body (cb Fig. 32) is to be seen in it.

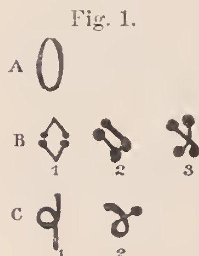
The earliest stages (Figs. 24—28) of the spireme are precisely the same as in the ovigenesis. The synapsis (Figs. 29—31) however is not so marked as in the latter, that is, the spireme segments seem

to fill up a far larger part of the nuclear cavity than in the corresponding stage in the ovigenesis (e. f Figs. 8 and 31).

But it is even easier to ascertain here, what is already sufficiently evident in the oocytes, that the spireme consist of eight separate segments, and which during the synapsis, show the longitudinal split most clearly. Fig. 30 seems almost diagrammatic, so clear is the split in each segment, but it is a faithful and not in the least exaggerated picture. After the synapsis, the segments separate and lie loosely in the nucleus. I have given no illustrations between this stage and the late prophase, as such would be merely wearisome repetitions of figures which are to be seen in a vast number of papers on Spermatogenesis.

Fig. 32 represents the spermatocyte, shortly before the nuclear membrane begins to disappear. Here for the first time is noticed a chromatic body (cb) in the cytoplasm surrounded by a clear area. It is stained a deep purple blue by the Methylene Blue. The centrosomes are visible at this stage, but are very minute. They are surrounded by a clear area, faintly indicated in the figure. It is not possible, owing to their extreme minuteness to make sure of their shape, and although it can be seen that they are not spherical, yet I have not seen them as double bodies as figured by SCHLEIP.

Fig. 1.



In this late prophase, it is quite clear that there are 8 gemini. In some gemini traces of the split may still be seen, and in Fig. 33 is seen one, which is twisted on itself, and the free ends of which are distinctly split.

When the gemini are on the equatorial plane (Fig. 34a) they present three different shapes. There are always two rings, and at least two like C 1; but I have not been able to satisfy myself whether the other four gemini are all of the tetrad shape (Fig. B 1) as form C 2, is very similar to a tetrad in which the univalent halves are free at their ends (B 3).

The metaphase shows no remarkable features and therefore is not figured. The division is transverse, separating the univalent chromosomes to each pole. The 1st. meiotic division is therefore a reducing division.

Fig. 35 represents the telophase. The daughter chromosomes of the 1st. meiotic division can no longer be distinguished individually.

A mass of chromatin lies to one side of the nucleus. In this mass, more or less clear segments can be seen, connected with each other in a very irregular way by transverse bands of linin and chromatin. Outside the nuclear membrane (which is very thin at this stage), and closely adjacent to it, is the archoplasm, formed from the remains of the spindle. The chromatin body (cb.) seen in Figs. 32 and 33 may still be seen in some cells at this stage. By this time it takes the methylene blue less strongly than before. Eventually it disappears in the cytoplasm (Figs. 36—38). At the same time another chromatic body makes its appearance (C, Figs. 35—45). It is stained brilliantly by the saffranin of the triple stain, and becomes marked off from the cytoplasm by a clear area (Fig. 36).

The behaviour of this body is very remarkable. As will be seen from Figs. 35—38, there is a very marked resting stage preceding the 2nd. meiotic division. Schleip has overlooked this phase, as, although he worked mainly on *Planaria gonocephala*, yet he says that he examined *lactea*, and *Polycelis nigra*, and found that they differed in no way from *gonocephala*. I have not been able to examine *gonocephala*, as it does not occur in England, but there can be no doubt of the existence of this stage in *lactea*.

Nor is there any question here of having confused the prophase with the telophase of the 2nd. division. The daughter cells of the 2nd. meiotic division (the spermatids) are only half as large as the daughter cells of the first, and their nuclei are markedly smaller. Again, figures such as 35—38 occur adjacent to cells in the 1st. meiotic division, whereas the spermatids seldom do, and even when they do, are easily recognisable by the fact that they lie, not compactly together, but loosely with spaces between each spermatid.

It will be seen then, that the daughter cells of the 1st. meiotic division pass through a marked resting stage, characterised by the swelling up of the chromosomes to form what looks like a thick irregular spireme (Figs. 36 and 37).

Shortly before the metaphase of the 2nd. meiotic division the chromatin segments become clearer (Fig. 38) rapidly shorten up, and then become attached to the spindle fibres.

In the meantime peculiar changes take place in connection with the chromatic body in the cytoplasm.

It lies quite close to the nucleus, and very shortly afterwards a large vacuole appears between it and the nucleus. The growth of this vacuole must be rapid, for I have not been able to ascertain its

origin. The archoplasm (a) lies to one side of it. Eventually when the metaphase sets in, this vacuole breaks down (Fig. 39) and the chromatic body once more takes up a position in the cytoplasm some distance from the nucleus.

It is difficult to understand the object of the formation of this vacuole, but it suggests a precocious attempt at the formation of an archoplasmic vesicle. The centrosomes at the 2nd. meiotic division are very difficult to distinguish; in Fig. 38 there is a small body lying above the nucleus with faint radiations arising from it. Possibly this represents a centrosome.

The chromosomes of the 2nd. meiotic division are V shaped rods (Fig. 40) showing, in some instances, a very clear longitudinal split, the plane of division.

The subsequent changes in the nucleus of the spermatid call for no special notice.

Owing to the small size of the cells, many of the details in the formation of the cephalic cap have not been made out, but what can be seen shows that the transformations which lead up to it do not diverge from those which have been described in many other animals.

The chromatic body before mentioned is seen in all the cells containing spindle figures (Fig. 40 c). Whether it divides or not, or dissolves in the cytyplasm, has not been ascertained. However, immediately after the separation of the daughter cells, and when a new nuclear membrane has appeared, a chromatic body is again seen in each daughter cell (Fig. 41, e).

But here it is not surrounded by a clear area, it lies close to the archoplasm, which is derived from the remains of the spindle (Fig. 42). A vacuole appears in the archoplasm, which grows larger and larger, while the chromatin aggregations in the nucleus gradually dissolve in the nuclear sap (Figs. 43 and 44).

When this vacuole is about one-third of the size of the nucleus, a large deeply (basic) staining granule appears in it close to its periphery and away from the nucleus. This is the archosome (= acrosome, von Lenhossek).

The transition between the stage shown in Figs. 44 and 45 is probably very rapid. At any rate, stages intermediate between these two have not been seen.

When the archoplasmic vesicle has arrived at the stage shown in Fig. 45, the chromatic body (c) has broken up into minute granules, which become arranged in an even manner on the outer surface of

the vesicle. These granules melt together, forming an outer cap to the vesicle (Fig. 46), and the staining reaction then changes. While in the granular form it was stained brilliantly by the saffranin, it now, as a cap, takes the methylene blue of the triple stain.

In the meantime the archosome becomes applied to the apex of the nucleus, which has now become pear-shaped (Fig. 46). The cytoplasm of the spermatid has also lengthened out, and the remains of the archoplasm (a) which persist for a long time, lie in the cytoplasm at the end farthest away from the head of the nucleus.

At no time in this stage have I been able to see the centrosomes definitely lying free in the cytoplasm, but when the spermatid has acquired the form shown in Fig. 47, a, it is possible to make out a dark spot at the base of the nucleus, and at some distance from it a ring shaped centrosome from which the tail of the spermatozoon arises.

Between the two centrosomes lies a sheath, continuous with the vesicular covering of the nucleus and containing a darker central area (Fig. 47, b). More than this cannot be made out, owing to the minute size of the cell.

For a short time the archosome is indistinguishable from the rest of the nucleus (Fig. 48). The latter then elongates (Fig. 49, a) and curves round, when the archosome again becomes evident, taking the stain more deeply, and having the appearance of a sharply pointed cone.

The subsequent stages seem to indicate that by this time the spermatozoon is fully formed and endowed with an individual existence, and that the object of the archosome is to enable it to push its way out of the cytoplasm (Figs. 49, 50, 51). It is very noticeable that the head of the spermatozoon is bent round to one side as long as it is in the cytoplasm. When at last it has worked its way out of the latter, the spermatozoon consists af a head, merging indefinitely into a very long tail (axial filament) Fig. 53.

Conclusions.

a) The synapsis, is a natural condition of the cells at a certain period in their history, and represents a state of condensation (not contraction) brought about by the turgid condition of the nucleus.

b) The spireme in *Planaria lactea*, is gradually elaborated out of a reticulum, and is, in the earliest stage in which it can be recognised as a spireme, composed of several separate segments.

c) These segments are in number equal to half the number of somatic chromosomes. Certainly there are never, even in the leptotene nuclei, as many segments as there are somatic chromosomes. Nor do the segments pair up longitudinally, as described by SCHLEIP.

d) There is a well marked resting stage preceding the 2nd. meiotic division, characterised by the formation of a vesicle, of the nature of archoplasmic vesicle of the spermatid, which however, breaks down in the metaphase. Possibly this vesicle is derived from the archoplasm, but its origin has not been observed.

e) The spermatid bores its way out of the cytoplasm by means of the archosome.

Bibliography.

1884. IJIMA, L. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocoelen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 40.

1897. SARGANT, Miss. Spermatog. Lilium martagon. Annals of Botany. Vol. XI.

1900. CURTIS, W. C. On the Reproductive system of Planaria simplicissima. Zool. Jahrb. Anat. Vol. 14.

1900. Mc' CLUNG, C. E. The Spermatocyte divisions of the Acridiidae. Kansas Univ. Quarterly. Vol. IX.

1900. SCHOCKAERT, R. Nouvelles recherches sur la maturation de l'ovocyte de premier ordre de Thysanozoon Brocchi. Anat. Anz. Vol. 18.

1901. —— L'ovogenèse chez le Thysanozoon Brocchi. La Cellule. Vols. 18 and 29.

1903. MONTGOMERY, T. H. The heterotypic maturation mitosis in Amphibia. Biol. Bull. IV.

1904. BERGHS, J. La formation des chromosomes hétérotypiques etc. La Cellule XXI.

1904. MATTIESEN, E. Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 77.

1905. FARMER, J. B. & MOORE, J. E. S. On the meiotic phases in animals & plants. Quarterly J. Micro. Science. Vol. 48.

1905. JANSSENS, F. A. Evolution des Auxocytes mâles du Batrachoseps attenuatus. La Cellule XXII.

1905. MOTTIER, D. M. The development of heterotypic chromosomes in pollen mother cells. Bot. Gaz. 40.

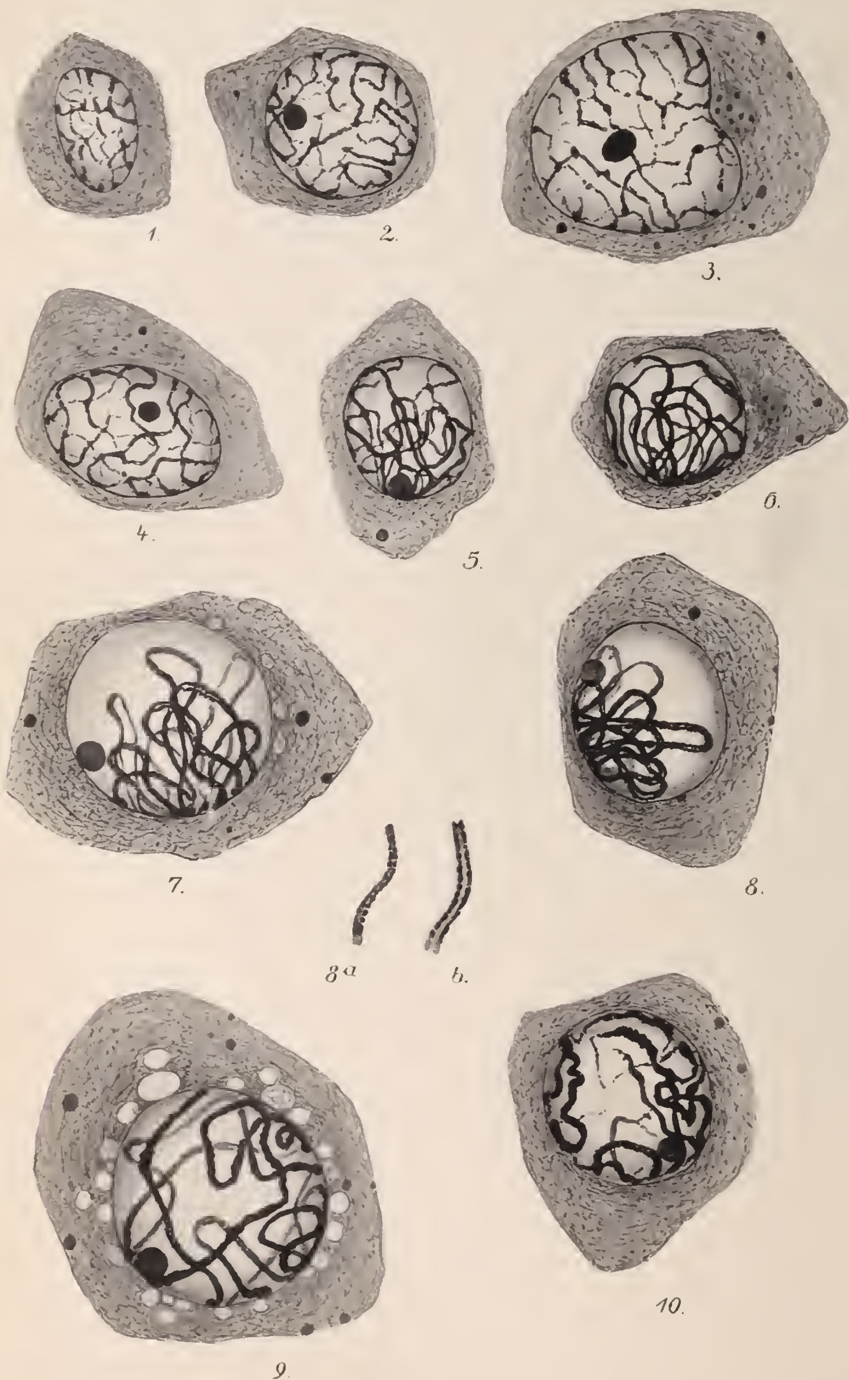
1906. SCHLEIP, W. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala. Zool. Jahrb. Bd. 23.

1907. —— Die Samenreifung bei den Planarien. Zool. Jahrb. Bd. 24.

1907. GRÉGOIRE, V. La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux. La Cellule Vol. XXIV.

1907. MEVES, F. Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene. Arch. Mikr. Anat. Bd. 70.

1907. MOLLÉ, J. VAN. Les spermatocytes dans l'Écureuil. La Cellule. XXIV.



gez. Arnold.

Verlag: Wilhe

Taf. XXII

11.

12

lin

lin

13.

14.

15.

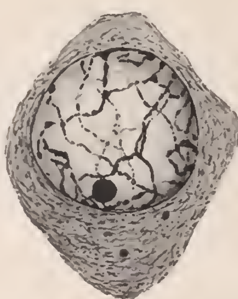
16.

…gelmann, Leipzig.

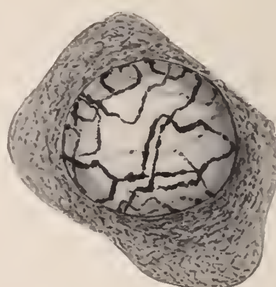
Lichtdruck v. C. G. [illegible] Leipzig



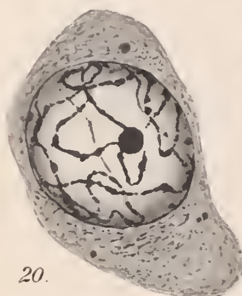
17.



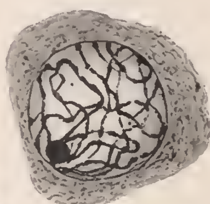
18.



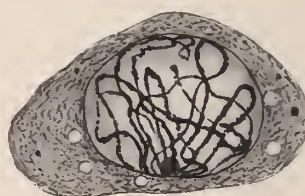
19.



20.



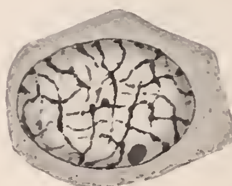
21.



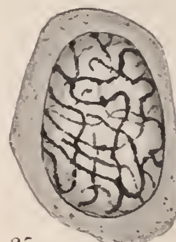
22.



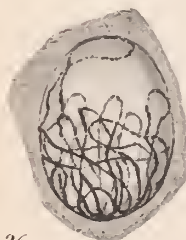
23.



24.



25.



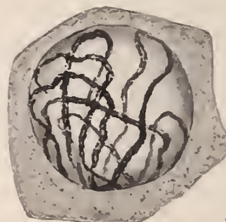
26.



27.



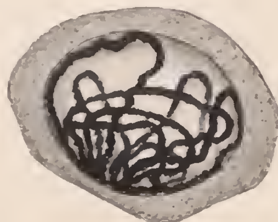
28.



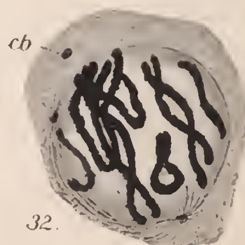
29.



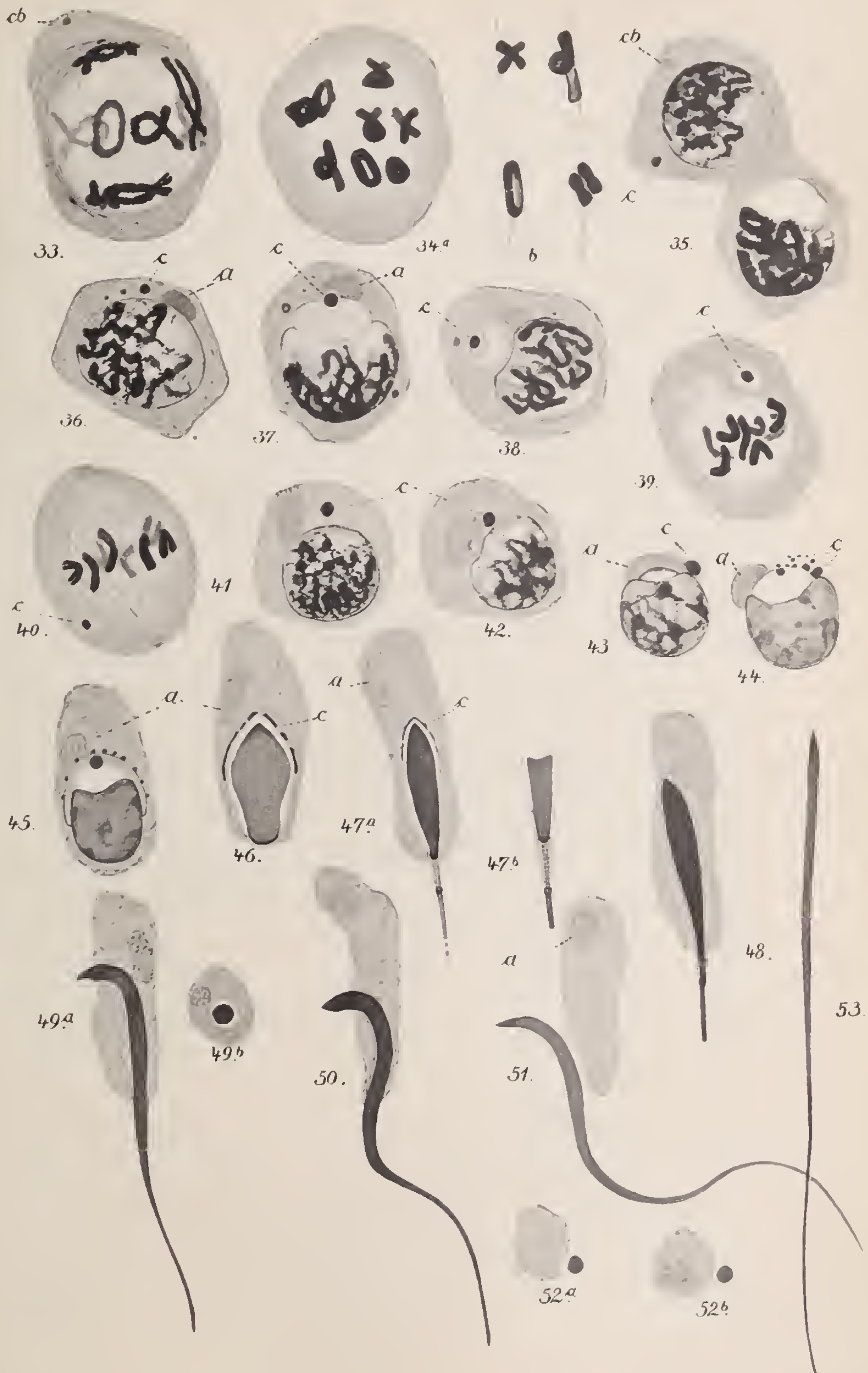
30.



31.



32.



..lmann, Leipzig

Lichtdruck ... G.m.b.H. Leipzig

1907. Popoff, M. Eibildung bei Paludina vivipara etc. Arch. mikr. Anat. Bd. 70.

1908. Arnold, G. Spermatogenesis of Hydrophilus piceus. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2.

1908. Goldschmidt, R. Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum. Arch. f. Zellforschung. Bd. I.

1908. Kühn, A. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

Description of Plates.

All the drawings were made direct, using a Zeiss 2 mm. Apochromat, with Compens-oculars 8 and 18, and again enlarged. All the drawings, except figs. 10, 13 & 16, are made from preparations stained with the triple-stain described at the beginning of this paper.

Figs. 10, 13 & 16, are from preparations stained with Thionin & Orange G.

Figs. 1—22 Ovigenesis. Figs. 23—53 Spermatogenesis.

Ovigenesis.

Plate XXII.

Fig. 1. Resting stage.

Figs. 2—5. Leptotene stage.

Figs. 6—7. Zytogene stage, commencement of synapsis.

Ftg. 8. Zytogene stage, synapsis.

Fig. 8a. Portion of segment of spireme, longitudinal split just commencing.

Fig. 8b. Do. split complete.

Figs. 9 & 10. Opening out of synapsis, commencement of pachytene stage.

Figs. 11—14. Pachytene stage. Fig. 11, Commencement of the condensation of the chromatin towards the middle of the linin segments.

Figs. 15 & 16. Strepsitene stage.

Plate XXIII.

Fig. 17. Resting stage.

Figs. 18—21. Leptotene stage.

Fig. 22. Commencement of zygotene stage.

Spermatogenesis.

Fig. 23. Resting stage.

Figs. 24—27. Leptotene stage, figs. 27 & 28, cytoplasm left out.

Figs. 28—31. Zygotene stage. Figs. 30 & 31, synapsis.

Fig. 32. Late prophase, spindle figure just forming.

Fig. 33. Late prophase (strepsitene stage).

Fig. 34a. Polar view of gemini on the equatorial plane.

Fig. 34b. Mode of attachment of the gemini to the spindle fibres.

Fig. 35. Telophase of the 1st. maturation division.

Figs. 36—38. Resting stage of 2nd. maturation division. Spermatocytes II order.

Fig. 39. Late prophase of 2nd. maturation division.

Fig. 40. Metaphase of 2nd. maturation division.

Figs. 41 & 42. Daughter cells of 2nd. maturation division (spermatids).

Figs. 43 & 44. Two nuclei showing stages in the formation of the archoplasmic vesicle.

Figs. 45—46. Breaking down of the chromatic body (c) to form an outer covering to the vesicle.

Figs. 47a—53. Further stages in the formation of the spermatozoon.

Fig. 49b. Transverse section of fig. 49a.

Figs. 52a & 52b. Transverse section, spermatozoon (nuclear region), lying close to the cytoplasmic remains.

Fig. cb. Chromatic body of the 1st. maturation division.

Fig. c. „ „ „ „ 2nd. „ „

Fig. a. Archoplasm.

Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung Cyclops.

Von

Hermann Braun
(Assistent am Zoologischen Institut der Universität Tübingen).

Mit 2 Textfiguren und Tafel XXIV—XXV.

Wie ich in einer vorläufigen Mitteilung (1907) nachzuweisen versucht habe, lassen sich innerhalb der Gattung *Cyclops* gewisse Beziehungen zwischen den Chromosomenzahlen und der Stellung der einzelnen Arten im natürlichen System aufdecken. Nachdem es mir nun inzwischen gelungen ist, die Chromosomenzahlen fast aller unsrer einheimischen Cyclopiden festzustellen, möchte ich in der vorliegenden ausführlichen Arbeit versuchen, von dieser breiteren Grundlage aus die Beziehungen zwischen den verschiedenen Chromosomenzahlen und den Abstammungs- und Verwandtschaftsverhältnissen der Cyclopiden eingehender zu verfolgen.

In einem ersten Abschnitt will ich im folgenden die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die spezifischen Chromosomenzahlen der einzelnen *Cyclops*-Arten aufführen, um sodann in einem zweiten Abschnitt auf die Hauptfrage nach dem Verhältnis der Chromosomenzahlen zur Verwandtschaft der Cyclopiden einzugehen. In einem Anhange werde ich sodann kurz die Reifungsteilungen des *C. viridis, Jurine,* besprechen.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Technischen Hochschule Stuttgart begonnen und im Zoologischen Institut Tübingen vollendet. Es ist mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. V. Haecker, für die

Anregung zu dieser Arbeit und für das rege Interesse, das er meinen Untersuchungen stets entgegenbrachte, meinen wärmsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Prof. Dr. Blochmann bin ich für sein freundliches Entgegenkommen und für so manchen wertvollen Rat zu großem Dank verpflichtet.

Material und Methode.

Bei den meisten Formen der Tierwelt ist das Zählen der Chromosomen mit ziemlichen Schwierigkeiten verknüpft, und nur unter günstigen Verhältnissen ist eine genaue Feststellung der Chromosomenzahlen möglich. Im Laufe der Untersuchungen hat sich nun gezeigt, daß bei der Gattung *Cyclops* exakte Zählungen in den Reifungsteilungen und ihren Prophasen sehr gut möglich sind. Eine genaue Übersicht gestatten infolge der regelmäßigen Anordnung der Chromatinelemente insbesondere die von Haecker als »provisorische Teilungsfigur« oder »biseriale Anordnung« bezeichneten Stadien. Bei allen untersuchten *Cyclops*-Arten geschieht das Austreten der Eier aus den Ovidukten und die Bildung der Eiballen eben in diesem Stadium der biserialen Anordnung. Um sichere Resultate zu bekommen, mußten daher die einzelnen Arten während ihrer Fortpflanzungsperioden gesammelt und im Moment der Eiablage oder kurz vor oder nach derselben konserviert werden.

Zur Herbeischaffung des Untersuchungsmaterials wurden zahlreiche Exkursionen in fast alle Teile Württembergs unternommen, wobei mir die Arbeit von Wolf über »die Fortpflanzungsverhältnisse unsrer einheimischen Copepoden« teilweise gute Dienste leistete. Im allgemeinen konnte ich jedoch feststellen, daß die Fortpflanzungsperioden der einzelnen Arten je nach den Witterungs- und Feuchtigkeitsverhältnissen in verschiedenen Jahren nicht unerheblich variieren. Besonders reiche Ausbeute lieferten mir immer schattige Teiche und Tümpel mit reichlichem Pflanzenwuchs, so insbesondere die Blaulach bei Kirchentellinsfurt und die Altwasser des Neckars bei Eßlingen. Arm an Cyclopiden fand ich die Flüsse und Bäche.

Die Bestimmung der einzelnen Arten ließ sich bei einiger Übung schon an Ort und Stelle mit dem bloßen Auge oder mit Hilfe der Lupe vornehmen, wurde jedoch im Institut mit Hilfe des Mikroskops immer noch einmal genau kontrolliert. Fand sich nun eine noch nicht untersuchte *Cyclops*-Art vor, so wurde mit Hilfe eines aus feinmaschiger Seide hergestellten Netzes eine möglichst große Zahl der Tiere gefangen.

Der Fang wurde sodann zusammen mit einer genügenden Menge von Wasserpflanzen in einen etwa 1/2 Liter haltenden Glaskolben gebracht und konnte so leicht befördert werden. Die Tiere hielten selbst längere Transporte gut aus.

Im Institut wurden die Tiere nun im Aquarium gehalten und dort beobachtet. Traten sie in Fortpflanzung ein, so wurden die Weibchen mit dunkel durchschimmernden Ovidukten ausgelesen und in flache Porzellanschalen gebracht. Durch häufiges Kontrollieren war es nun meist möglich, einige der ♀♀ während der Eiablage zu konservieren. Erleichtert wurde dies noch dadurch, daß sich allmählich herausstellte, daß die Eiablage der meisten Cyclopiden am häufigsten in den frühen Morgenstunden stattfindet. Gelang es nicht, eine Ablage zu beobachten, so wurden in den Abendstunden eine Anzahl Weibchen, deren Ovidukteier das Keimbläschen nicht mehr in scharfen Umrissen hervortreten ließen, isoliert und am nächsten Morgen diejenigen, die noch nicht abgelegt hatten, konserviert. Gewöhnlich erhielt ich auf diese Weise ein oder mehrere Individuen, die unmittelbar vor der Eiablage standen, und deren Ovidukteier die biseriale Anordnung der Chromosomen zeigten.

Als Konservierungsmittel wurde vom Rathsche Essig-Pikrin-Osmium-Säure, Flemmingsche Lösung, Zenkersche Lösung und Gilsons Gemisch angewandt. Die besten Resultate erzielte ich jedoch mit heißem Sublimatalkohol (auf 100 ccm 70 % Alkohol 4 gr Sublimat u. 0,5 gr Kochsalz). Nach meinen Erfahrungen wird bei Konservierung mit Essigsäuregemischen eine Schrumpfung der chromatischen Substanz hervorgerufen. Auch bei Betrachtung der Abbildungen, die Lérat (1905) von *Cyclops strenuus* gibt, drängt sich unwillkürlich der Gedanke auf, daß hier eine Schrumpfung der Chromatinfäden, vielleicht infolge der Konservierung mit Gilsonschem Gemisch eingetreten ist. Ein Vergleich der Abbildungen Lérats mit meinen eigenen, in keiner Weise schematisierten Abbildungen von *Cyclops strenuus* sowie mit den von Rückert (1894) für diesen Copepoden gegebenen Bildern scheint diese Vermutung zu bestätigen. Möglich ist es jedoch andrerseits, daß bei Konservierung mit Sublimatalkohol eine allerdings nur geringe Quellung des Chromatins eintritt.

Vor dem Einbetten wurden die Objekte zur besseren Orientierung in toto mit Alaunkarmin gefärbt. Die Schnitte wurden in der Dicke von 5—10 μ angefertigt, mit Haematoxylin nach Böhmer und Delafield behandelt und teilweise mit Eosin gegengefärbt.

Chromosomenverhältnisse der einzelnen Cyclops-Arten.

Die Arbeiten von HAECKER, RÜCKERT und LÉRAT über die Eireifung der Copepoden haben gezeigt, daß sich die Chromosomenverhältnisse dieser Ordnung andern Objekten gegenüber durch Übersichtlichkeit und durch Größe der einzelnen Chromatinelemente auszeichnen.

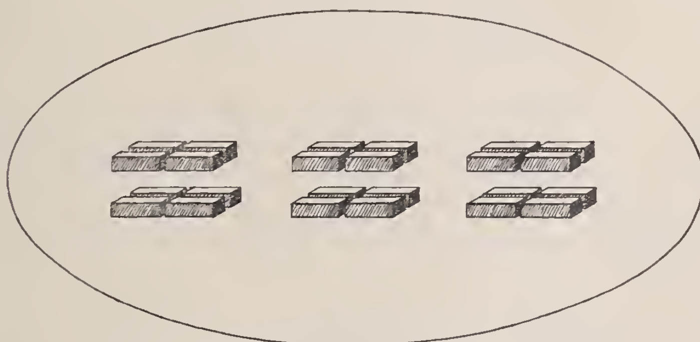
Für eine vergleichende Untersuchung der Chromosomenzahlen schienen mir nun die Cyclopiden infolge ihres Artenreichtums und der Häufigkeit ihres Vorkommens das günstigste Objekt unter den Copepoden abzugeben. Um exakte Zahlen zu bekommen und um auch die Form und Größe der Chromosomen berücksichtigen zu können, war es nötig, der vergleichenden Betrachtung bei allen Arten dasselbe Stadium zu Grunde zu legen. Wie sich nun im Laufe der Untersuchungen gezeigt hat, und wie auch schon aus den Arbeiten der oben genannten Autoren hervorgeht, ist die von HAECKER (1902) als »biseriale Anordnung« bezeichnete Chromatinformation für diese Zwecke am günstigsten. Die Chromatinelemente treten uns in dieser »Bereitschaftsstellung« als längsgespaltene, quergekerbte Chromosomen entgegen, die sich in zwei Ebenen paarweise gegenüberliegen (Textfig. 1).

Ich möchte zunächst ganz kurz auf die unmittelbare Vorgeschichte dieses Stadiums sowie auf den Verlauf der Teilungen selbst eingehen. In der Wachstumsperiode der Ovidukteier finden wir bei *Cyclops* eine Anzahl verschlungener Doppelfäden. Diese Doppelfäden, deren Entstehung in den weiter zurückliegenden Stadien ich selbst nicht untersucht habe[1], liegen meist an der Peripherie des Kerns und bestehen aus reihenweise angeordneten, intensiv gefärbten Chromatinkörnchen. Daneben finden sich im Keimbläschen noch voluminöse, durch Haematoxylin weniger stark färbbare, wolkenartige Nucleolenmassen. Die Zahl der Doppelfäden entspricht der »reduzierten« Zahl, in welcher die Chromosomen im befruchtungsfähigen Ei vorhanden sind. Mit dem Eintritt der Reifeperiode wird das Keimbläschen kleiner und sein Plasma mehr tingierbar. Der Nucleolus nimmt immer mehr an Größe ab und verschwindet schließlich ganz. Inzwischen haben sich die verschlungenen Doppelfäden gestreckt und verkürzt, die Chromatinkörnchen schließen sich immer

[1] Wenn ich also im folgenden von einem ersten Längsspalt spreche, so soll damit nichts Bestimmtes über die Entstehung der Doppelfäden gesagt werden, insbesondere nichts darüber, ob die Einzelfäden der Doppelfäden (was mir allerdings der Fall zu sein scheint) wirklich auf Grund eines Längsspaltungsprozesses oder nach einem andern Bildungsmodus zustande kommen.

mehr zu kompakten Fäden zusammen. Durch die Verkürzung und die damit in Zusammenhang stehende Verdickung haben sich die Fäden allmählich in parallel gelagerte Doppelstäbchen umgewandelt. Zugleich mit der Bildung der Doppelstäbe tritt in der Mitte derselben eine Querkerbe auf. Die bisher noch peripher gelegenen Chromatinelemente wandern nun dem Centrum des Keimbläschens zu, zugleich verschwindet die Membran des letzteren, so daß die Chromosomen jetzt frei im Plasma des Eies liegen. Schon vor der Auflösung der Kernmembran wurde eine bei Konservierung mit Sublimatalkohol allerdings nicht scharf hervortretende Spindel sichtbar. Die Chromatindoppelstäbchen stellen sich in der Äquatorialebene dieser Spindel ein, und zwar so, daß ihr »Längsspalt« eben

Textfig. 1.



Schematische Darstellung der »biserialen Anordnung« von *Cyclops*.

in diese Ebene zu liegen kommt. Der Abstand der Stäbchen vergrößert sich noch etwas, so daß wir die Chromatinmasse in zwei Ebenen angeordnet finden.

Bei den meisten Cyclopiden tritt nun während der Einstellung der Chromosomen in die Äquatorialebene senkrecht zum ersten »Längsspalt« ein zweiter auf. Aus einem Chromatindoppelfaden der Wachstumsperiode entstehen also zwei längsgespaltene, quergekerbte Chromatinstäbe (Taf. XXVI, Fig. 12 u. 13), die sich in der Äquatorialebene so einstellen, wie in Textfig. 1 schematisch dargestellt ist. In der auf die biseriale Anordnung folgenden ersten Reifungsteilung trennen sich die so entstandenen »Ditetraden« [1] nach dem ersten mit der Äquatorialebene zusammenfallenden Längsspalt, und bei der zweiten Reifungsteilung werden die Tetraden dann nach dem zweiten Längsspalt geteilt.

[1] »Syndetenpaare« bei Matscheck (1909).

Bei einigen Arten, wie *Cyclops strenuus*, *Cyclops insignis* und *Cyclops diaphanus* wird nun dieser zweite Längsspalt erst in der Anaphase der ersten Teilung oder in der Metakinese der zweiten Teilung deutlich sichtbar und tritt also während der biserialen Anordnung noch nicht oder nur äußerst selten hervor. Möglicherweise ist dieser zweite Längsspalt nur infolge einer durch die Sublimatalkoholkonservierung hervorgerufenen leichten Quellung der Chromosomen in den genannten Stadien nicht wahrnehmbar.

Die Anzahl der in der biserialen Anordnung auftretenden Ditetraden entspricht nach obigem der Anzahl der Doppelfäden der Wachstumszone und ist also gleich der halben Chromosomenzahl der betreffenden Spezies. Die biseriale Anordnung, die bei sämtlichen untersuchten Cyclopiden nachgewiesen werden konnte, geht, wie Lérat richtig vermutete, direkt in die Metakinese der ersten Reifungsteilung über. Sie ist eine Bereitschaftsstellung der Chromatinmasse und als solche bei den meisten Formen von ziemlich langer Dauer. Erst nach dem Austreten der Eier aus den Ovidukten in die Eiballen, also nach erfolgter Befruchtung, findet die Durchführung der Metakinese und der weiteren Phasen der ersten Reifungsteilung statt, und es scheint also, daß bei den Cyclopiden die Reifungsteilungen erst durch das Eintreten der Befruchtung ausgelöst werden. Isoliert man nämlich *Cyclops*-Weibchen mit noch ungefüllten Receptacula seminis und verhindert so die Mögliehkeit einer Befruchtung, so bleiben die Ovidukteier in dieser Bereitschaftsstellung, bis das Tier schließlich zu Grunde geht.

Die Feststellung der Chromosomenzahlen geschah nur an Polansichten der biserialen Anordnung oder der Metakinese der zweiten Reifungsteilung. Ieh lasse hier zunächst die Befunde bei den einzelnen Arten folgen, um sodann die Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclopiden und ihr Verhältnis zu den Chromosomenzahlen zu besprechen.

1. **Cyclops strenuus**, Fischer.

Die Fortpflanzungsverhältnisse des *Cyclops strenuus* sind infolge seiner allgemeinen Verbreitung und der Häufigkeit seines Vorkommens bis jetzt am genauesten untersucht, und auch ich will ihn als den häufigsten Süßwassercopepoden an erster Stelle aufführen. *C. strenuus* ist eine äußerst variable Art. Es unterliegt sowohl die Form des Cephalothorax als auch die Beschaffenheit der ersten Antenne bedeutenden Schwankungen. Ebenso konnte ich im Bau des Recepta-

culum seminis, in der Ausbildung der Furka und in der Gestaltung des rudimentären Füßchens beträchtliche Differenzen nachweisen. Nach biologischen Gesichtspunkten hat E. Wolf drei durch ihre verschiedenen Lebens- und Fortpflanzungsverhältnisse vollständig voneinander abweichende Formen des *C. strenuus* unterschieden:

1. Die rein pelagische Form (Bodensee, Titisee, Aalkisten- und Ebnisee und andre Seen und größere Weiher),
2. Die Form unsrer kleineren Weiher und Tümpel und
3. die Winterform.

Die ersten Aufzeichnungen über Chromosomenzahlen bei Copepoden, und zwar speziell bei *C. strenuus* finden wir in den älteren Arbeiten Haeckers (1890, 1892). An den mir von Herrn Prof. Haecker gütigst zur Verfügung gestellten Originalpräparaten konnte ich nach Wiederauffärbung derselben sieben paarweise angeordnete Chromatingruppen feststellen, während Haecker als Normalzahl »acht« angibt[1]. Es würde sich also nach meinen Befunden für die bei Altbreisach sich vorfindende Form des *C. strenuus* eine Normalzahl von 14 Chromosomen ergeben. Ob hier allerdings tatsächlich eine Varietät des *C. strenuus* vorliegt, oder ob es sich um eine andre *Cyclops*-Spezies handelt, konnte ich mit Sicherheit nicht feststellen, doch spricht die Zahl und Form der Chromosomen nach meiner Ansicht dafür, daß Haecker hier *Cyclops albidus* (Jurine) oder eine Abart desselben vorlag.

Für den pelagischen *Cyclops strenuus* des Bodensees stellt J. Rückert (1894) in der biserialen Anordnung elf Chromosomen fest. Wie aus seiner Arbeit hervorgeht, liegen die elf Stäbchenpaare so in der Äquatorialplatte, daß der trennende Längsspalt genau in die Ebene des Äquators fällt. Die Stäbe sind ferner alle quergekerbt, und es entspricht also ihre Anordnung den von mir in Textfig. 1 schematisch angegebenen Verhältnissen, mit dem einzigen Unterschiede, daß der zweite, senkrecht zur Äquatorialebene gelegene Längsspalt noch nicht sichtbar ist, da er erst im Verlaufe der ersten Reifungsteilung deutlich hervortritt.

Bei seinen Untersuchungen über die Ovogenese und Spermatogenese des *Cyclops strenuus* stellte Lérat (1905) für die tümpelbewohnende Form ebenfalls die Zahl von 11 bzw. 22 Chromosomen fest. Auch er findet elf Doppelstäbe, die sich in zwei Ebenen gegenüberliegen. Nach seinen Angaben tritt der zweite, also senk-

[1] Vgl. meine vorläuf. Mitteilung 1908, S. 408. Anm. 1

recht zur Äquatorialebene liegende Längsspalt schon in der Metakinese der ersten Reifungsteilung hervor, so daß wir also bei *C. strenuus* elf Ditetraden (s. oben S. 453) zählen können.

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf Formen des tümpelbewohnenden *C. strenuus* aus den verschiedensten Gegenden Württembergs. Stets konnte ich in der biserialen Anordnung elf Ditetraden zählen (Tafel XXIV, Fig. 1)[1]. Die einzelne Tetrade zeigt eine typische biskuitförmige Gestalt. Deutlich ist immer die Querkerbe zu erkennen, während der zweite Längsspalt wahrscheinlich infolge der Sublimatalkoholkonservierung erst bei der Durchführung der ersten Reifungsteilung erscheint. Die Chromosomen liegen während der Dauer der biserialen Anordnung in der centralen Partie des Eies. Die Kernmembran hat sich aufgelöst, und um die Chromosomen hat sich ein leicht tingierbarer Hof im Dotter gebildet. In der Anordnung der Chromosomen konnte ich hauptsächlich zwei Formen feststellen. Entweder bildeten die elf Ditetraden einen Kranz oder lag ein Chromosom central, während die übrigen zehn sich kreisförmig um dasselbe gelagert hatten (Fig. 1). Besonders häufig fand sich die letztere Anordnung. Ähnliche Lagerungsverhältnisse konnte ich auch bei verschiedenen andern Cyclopiden feststellen, und es scheint mir daher, daß die Chromosomen das Bestreben haben, den Polen der Richtungspindel gegenüber eine möglichst exakte Gleichgewichtslage einzunehmen, wie dies auch von andern Objekten (Furchungsteilungen von *Ascaris* usw.) her bekannt ist.

Vergleichen wir nun die Chromosomenverhältnisse des pelagischen und des tümpelbewohnenden *C. strenuus*, so finden wir, daß die Form der Tetraden dieselbe ist, daß aber bei der pelagischen Form in der biserialen Anordnung die Ditetraden bedeutend näher aneinandergelagert sind, als es bei dem tümpelbewohnenden *C. strenuus* der Fall ist.

Neben diesem tümpelbewohnenden *Cyclops strenuus* traf ich nun in der Umgebung von Tübingen auch die von Wolf als Winterform bezeichnete Varietät desselben an. Sie unterscheidet sich von den bisher erwähnten Formen schon morphologisch durch die stark ausgedehnte obere Hälfte des Receptaculum seminis und besonders auch durch die ungewöhnlich lange innerste Apikalborste. Ferner

---

[1] In dieser Figur sind vorzugsweise die Chromosomen der einen Platte zu sehen. Die der unteren Platte (in blassem Ton gehalten) treten nur zum Teil zu Tage.

ist die an den drei letzten Segmenten der ersten Antenne sich vorfindende Dornenreihe stark rückgebildet, und das stark variable rudimentäre fünfte Fußpaar zeigt häufig eine Ausbildung, die an die für *C. bisetosus* und *C. bicuspidatus* typische Form erinnert. Noch größer sind indessen die biologischen Unterschiede. Während die beiden andern Formen das ganze Jahr hindurch sich in wechselnder Stärke vorfinden, haben wir hier eine ausgesprochene Winterform vor uns, die in den Herbstmonaten plötzlich auftritt, rasch in Fortpflanzung eintritt und ebenso rasch wieder verschwindet. Sie findet sich hauptsächlich in Teichen und Tümpeln, die den Sommer über trocken liegen und nur während der kälteren Jahreszeit mit Wasser angefüllt sind. Über die Zeit der Austrocknung zieht sich dieser *C. strenuus* dann in den Schlamm zurück. Doch auch in Tümpeln, die das ganze Jahr über Wasser halten, ist diese Winterform anzutreffen, aber auch hier bringen die Tiere fast ihr ganzes Leben im Schlamme zu. Erst als erwachsene, braunrot gefärbte, geschlechtsreife Tiere verlassen sie im allgemeinen ihren Zufluchtsort. Die Weibchen haben dabei meist schon völlig mit Eiern angefüllte Ovidukte und beginnen nach erfolgter Begattung sogleich mit der Eiablage.

Im Zusammenhang mit dieser Lebensweise steht nun wahrscheinlich auch das eigenartige Verhalten der Chromosomen in der biserialen Anordnung. Wie bei dem pelagischen und tümpelbewohnenden *C. strenuus*, so haben wir auch bei dieser nur im Winter auftretenden Varietät desselben in der biserialen Anordnung elf Ditetraden. (Fig. 2). Die Tetraden sind auch hier in zwei Ebenen angeordnet, aber während wir bei den oben beschriebenen Varietäten des *C. strenuus* biskuitförmige, deutlich quergekerbte Tetraden vorfanden, haben dieselben hier die Gestalt von sehr schlanken, U-förmig gebogenen Stäbchen (Fig. 3). Wie aus der Seitenansicht der biserialen Anordnung ersichtlich ist, liegen sich die Tetraden so gegenüber, daß sie den centralen Teil gegen die Äquatorialebene und die freien Schenkel gegen die Pole wenden (Fig. 3). Die Mehrzahl der Tetraden läßt den zweiten Längsspalt deutlich erkennen, während die Querkerben weniger gut sichtbar sind.

Was für eine Bedeutung hat nun diese eigentümliche Chromatinformation? Um dies beurteilen zu können, müssen wir erst noch auf das Verhalten der U-förmigen Tetraden während der Reifungsteilungen eingehen.

Mit dem Verlassen der Ovidukte und dem Eintreten der Befruchtung beginnt, wie bei allen Cyclopiden, so auch bei dieser Winter-

form, die erste Reifungsteilung. Die Tetraden wandern auseinander, den Polen zu, und beginnen zugleich sich zu verkürzen. Sie werden dabei bedeutend dicker, nehmen erst eine V-förmige Gestalt an und strecken sich schließlich vollständig, so daß bis zur Metakinese der II. Reifungsteilung normale Tetraden entstehen (Fig. 4), die mit denjenigen des tümpelbewohnenden *C. strenuus* vollkommen übereinstimmen. Eine Unterscheidung der beiden Varietäten des *C. strenuus* der Form oder dem Verhalten der Chromosomen nach ist von diesem Augenblicke ab nicht mehr möglich. Beobachten wir jedoch die beiden Abarten bei der Furchung, so finden wir, daß bei dem tümpelbewohnenden *C. strenuus* zwischen Eintritt der Befruchtung und erster Furchung ein wesentlich größerer Zeitraum liegt als bei der Winterform. Ebenso verlaufen bei diesem die weiteren Stadien der Furchung rascher als bei ersterem.

Schon weiter oben habe ich nun erwähnt, daß die biseriale Anordnung eine Bereitschaftsstellung des Chromatinkomplexes ist und daß die Eizelle nur auf das Eintreten der Befruchtung wartet, um die Reifungsteilungen durchzuführen. Bei der Winterform des *C. strenuus* haben wir in der $\genfrac{}{}{0pt}{}{\cup}{\cap}$-förmigen Anordnung der Ditetraden vielleicht eine noch weitergehende Vorbereitung, ein Vorbereitungsstadium, das nach erfolgter Befruchtung eine noch raschere Durchführung der Reifungsteilungen und somit ein früheres Eintreten der Kopulation der Vorkerne und der Furchung ermöglicht. Daß bei dieser Form von der Befruchtung bis zur ersten Furchung wesentlich weniger Zeit verstreicht, als der tümpelbewohnende *C. strenuus* dazu nötig hat, und daß auch die darauf folgenden Stadien der Furchung rascher verlaufen, habe ich schon erwähnt. Es ist bei dieser Winterform anscheinend alles darauf eingerichtet, in den nur kurz bemessenen Fortpflanzungsperioden, die die Tiere im freien Wasser zubringen, eine rasche Entwicklung der Nachkommenschaft zu ermöglichen. Im Einklang damit stehen auch die Angaben E. Wolfs (1904) über diese Varietät. Er schreibt darüber unter anderm:

»Sobald die Eisweiher in der Gegend von Tübingen mit Wasser angefüllt werden, was im Oktober oder Anfang November geschieht, tritt nach wenigen Tagen diese Form auf, und zwar nicht als Nauplien, sondern als nahezu erwachsene oder schon geschlechtsreife Tiere, die dann sofort in Fortpflanzung eintreten ... Sobald jedoch die jungen Tiere herangewachsen sind, verschwinden sie, d. h. sie

ziehen sich in den Schlamm zurück, in welchem sie den Sommer über verbleiben.«

Auf Verschiedenheiten im Eireifungsmodus bei verschiedenen Varietäten von *Cyclops strenuus* hat schon HAECKER wiederholt (1892 und spätere Arbeiten) hingewiesen.

2. Cyclops insignis, Claus,

ein naher Verwandter des *C. strenuus*, welcher von WOLF in Württemberg noch nicht gefunden worden war, konnte von mir im Dezember 1907 in den Altwassern des Neckars bei Eßlingen nachgewiesen werden. Es kommen somit in Württemberg sämtliche Cyclopiden vor, die von SCHMEIL (1892) in seiner »Monographie der freilebenden Copepoden Deutschlands« aufgeführt sind. *C. insignis* kommt in größerer Zahl anscheinend nur während der kälteren Jahreszeit vor. Von *C. strenuus* unterscheidet er sich hauptsächlich durch den Bau des Receptaculum seminis, die Gliederzahl der ersten Antenne sowie durch Länge und Haltung der Furka.

Ebenso wie *C. strenuus* weist auch *C. insignis* in der biserialen Anordnung elf Ditetraden auf (Fig. 5). Während jedoch die Tetraden des *C. strenuus* (mit Ausnahme der biserialen Anordnung bei der Winterform) biskuitförmig sind, zeigen die seines nächsten Verwandten ein wesentlich andres Bild. Wir haben hier stäbchenförmige, ebenfalls deutlich quergekerbte Chromosomen, die ziemlich unregelmäßig angeordnet in der Äquatorialplatte liegen. In Übereinstimmung mit *C. strenuus* tritt auch hier der zweite Längsspalt bei Sublimatalkoholkonservierung erst während der ersten Reifungsteilung auf. Die einzelnen Tetraden zeigen alle die gleiche Form.

3. Cyclops leuckarti, Claus.

Ebenso wie bei dem *C. strenuus* können wir auch bei *C. leuckarti* zwei sich biologisch ziemlich verschieden verhaltende Varietäten unterscheiden. Wir finden nämlich auch hier eine die Tümpel und Teiche bewohnende und eine vorzugsweise in unsern größeren Seen lebende pelagische Form. Diese scheint nur im Herbst vorzukommen und löst dann den im Sommer in großer Individuenzahl vorhandenen *C. strenuus* ab. Der pelagische *C. leuckarti* ist schlanker und wesentlich kleiner als der Tümpelbewohner, auch hat er nur vier bis fünf Eier in jedem Eiballen, während der letztere 25—30 zu einem solchen vereinigt. Der tümpelbewohnende *C. leuckarti* weist in der biserialen

Anordnung sieben Ditetraden auf. In Fig. 6 haben wir einen Teil eines eben aus dem Ovidukt ausgetretenen und somit befruchteten Eies. Die Chromosomen sind an die Peripherie des Eies gewandert und schicken sich nun zur ersten Reifungsteilung an. Es sind von den sieben Ditetraden nur die in einer Ebene liegenden Tetraden gezeichnet. Die Tetraden haben eine stäbchenförmige Gestalt, sie sind deutlich quergekerbt und lassen auch teilweise schon den zweiten Längsspalt erkennen. Bei der pelagischen Varietät konnte ich die Chromosomenverhältnisse nicht studieren.

4. Cyclops dybowski, Lande,

ist, wie auch die Tümpelform des *C. leuckarti*, eine typische Sommerform, die sich dicyklisch fortpflanzt. Von seinem Verwandten, dem *C. leuckarti*, unterscheidet er sich, was die Form und Zahl der Chromosomen anbelangt, nicht unwesentlich. In der biserialen Anordnung finden sich nämlich neun Ditretraden, die in der im Centrum des Eies gelegenen Äquatorialplatte ziemlich unregelmäßig angeordnet sind (Fig. 7). Die stäbchenförmigen Tetraden liegen sich auch hier in zwei Ebenen gegenüber, der zweite Längsspalt ist in diesem Stadium noch nicht sichtbar.

5. Cycplos bicuspidatus, Claus.

Ein in kleineren, leicht austrocknenden Wasseransammlungen sich vorfindender, häufig leicht rötlich gefärbter Copepode, der plötzlich auftaucht und nach einigen Wochen ebenso rasch wieder verschwindet. Wie die übrigen Angehörigen der *bicuspidatus*-Gruppe, ist auch *C. bicuspidatus* selbst fast das ganze Jahr über in Fortpflanzung anzutreffen.

Während bei den bisher beschriebenen Cyclopiden in dem hauptsächlich zur vergleichenden Untersuchung herangezogenen Stadium der biserialen Anordnung sich stets in Form und Größe gleich verhaltende Chromosomen vorfanden, macht *C. bicuspidatus* davon eine Ausnahme. Wir treffen hier eine Garnitur von neun Ditetraden von verschiedener Größe (Fig. 8) an. Meist finden sich drei kleinere und drei größere Chromosomen, während die übrigen Zwischengrößen besitzen und so einen Übergang von den kleineren zu den größeren Formen darstellen. Diese Größenunterschiede der Chromosomen konnte ich bei allen untersuchten Exemplaren feststellen, so daß es sich anscheinend nicht um einen Ausnahmefall, sondern um ein bei

C. bicuspidatus konstantes Verhalten handelt. Ob diese Größenunterschiede auf ein ungleich rasches Wachstum der Chromosomen zurückzuführen sind, vermochte ich nicht zu bestimmen. Jedenfalls lassen sich auch während der ersten Reifungsteilung noch Größendifferenzen feststellen. In der in Fig. 8 abgebildeten Polansicht der biserialen Anordnung eines Ovidukteies von *C. bicuspidatus* sind die Querkerben kaum zu erkennen. Deutlich treten sie, ebenso wie der zweite Längsspalt, erst bei der Richtungskörperbildung hervor.

6. **Cyclops bicuspidatus var. odessana**, Schmankewitsch.

Diese Abart, die sich von dem typischen *C. bicuspidatus* nur durch ihre 14 gliederigen ersten Antennen unterscheidet, stimmt in ihren Chromosomenverhältnissen vollkommen mit dem *C. bicuspidatus* überein.

7. **Cyclops vernalis**, Fischer,

findet sich in Altwassern sowie in kleineren Tümpeln und Gräben vor, jedoch stets nur in einzelnen Exemplaren. In größeren Massen scheint er, wie auch aus den Aufzeichnungen von Wolf hervorgeht, nie aufzutreten, doch ist er das ganze Jahr über in Fortpflanzung anzutreffen.

Wie bei *C. bicuspidatus* und seiner Varietät *odessana*, so sind auch bei *C. vernalis* noch geringe Unterschiede in der Größe der einzelnen Chromosomen zu erkennen. In Eiern, die soeben aus den Ovidukten in den Eiballen übergetreten sind, finden wir fünf Ditetraden vor, von denen sich gewöhnlich eine durch besondere Größe auszeichnet (Fig. 9). Die übrigen vier Chromosomen sind gleich groß. Gut sichtbar sind in diesem Stadium bei *C. vernalis* im allgemeinen die Querkerben, und auch der Längsspalt tritt meist schön hervor.

8. **Cyclops viridis**, Jurine.

Nächst dem *C. strenuus* und *C. serrulatus* ist der *C. viridis* wohl die bei uns am häufigsten vertretene Copepodenart. Er findet sich in reichlich mit Pflanzenwuchs versehenen Teichen und Tümpeln und überdauert anscheinend eine Austrocknung ebenso leicht wie die ihm nahestehende *bicuspidatus*-Gruppe. Die Größe des *C. viridis* unterliegt starken Schwankungen. Einerseits finden sich geschlechtsreife Tiere, die nur eine Größe von 1,5 mm haben, und andrerseits kommen insbesondere in Torfmooren Exemplare vor, die bis 5,1 mm groß werden.

Eben diese Riesenformen haben Anlaß gegeben, eine besondere Varietät des *C. viridis* den *C. gigas* aufzustellen, doch zeigt ein genauer Vergleich, daß die Formen bis auf die Größe vollkommen miteinander übereinstimmen, und auch hier kommen alle Übergänge vor.

Die Chromosomenverhältnisse des *C. viridis* wurden 1895 zum erstenmal von Haecker untersucht und waren seitdem noch öfter Gegenstand seiner Forschungen. Man kann sich auch wohl kaum ein Objekt denken, bei dem die Reifungsteilungen so schön und klar zu Tage treten, wie bei *C. viridis* mit seinen großen X-förmigen Tetraden. Haecker stellte in den Ovidukteiern dieses Copepoden zwölf längsgespaltene und quergekerbte Chromatinelemente fest. Diese sind zu sechsen in zwei parallelen Ebenen angeordnet, und zwar ist immer ein Element der einen Ebene einem solchen der andern genau opponiert. Außer diesen typischen Chromosomen fand Haecker in diesem Stadium der biserialen Anordnung in sehr vielen Fällen noch ein abseits gelegenes Doppelpünktchen. Bei Untersuchung der Reifungsteilungen fand Haecker (1903), daß *C. viridis* ein von den übrigen Copepoden abweichendes Verhalten zeigt.

Da ich nun bei allen bisher untersuchten *Cyclops*-Arten eine vollkommene Übereinstimmung in den Reifungsteilungen feststellen konnte, so schien es mir unwahrscheinlich, daß *C. viridis* hiervon eine Ausnahme machen sollte. Ich habe daher diese Form einer genauen Prüfung unterzogen und kam dabei zu dem Resultat, daß auch hier die Reifungsteilungen ebenso wie bei den übrigen Cyclopiden verlaufen. Ich will das Ergebnis dieser Untersuchungen in einem besonderen Abschnitt anfügen und hier nur auf die Zahlenverhältnisse eingehen.

In der biserialen Anordnung finden sich bei *C. viridis* sechs in zwei parallelen Ebenen angeordnete Ditetraden. Die beiden Vierergruppen einer solchen Ditetrade sind einander genau opponiert, so daß in Polansicht bei einer Einstellung immer nur sechs Tetraden sichtbar sind (Fig. 10). Sehr deutlich tritt hier die Querkerbe und der zweite Längsspalt hervor, da die Tetraden eine X-förmige Gestalt angenommen haben. Diese X-Figuren, die ich bis jetzt bei keinem andern Copepoden angetroffen habe, scheinen bei *C. viridis* allgemein verbreitet zu sein, da alle von mir untersuchten Exemplare dieser Spezies sie aufweisen. Nur in den frühesten Stadien der biserialen Anordnung, in denen das Chromatin beginnt, sich in der Äquatorialplatte einzustellen, sind die Einzelstäbchen einander parallel gelagert. Da in der zweiten Reifungsteilung die einzelnen Tetraden sich nach

diesem zweiten Längsspalt teilen, so scheint die Bildung dieser X-Figuren auf ein verfrühtes Auseinanderweichen oder ein gegenseitiges Abstoßen der sich später trennenden Chromatinstäbe zurückzuführen zu sein.

Von den Ditetraden bilden die fünf peripher gelegenen einen Ring, während die sechste das Centrum einnimmt, eine Anordnung, die uns schon bei *C. strenuus* entgegentrat. Von den beiden von HAECKER bei *C. viridis* vorgefundenen Mikrochromosomen konnte ich trotz sorgfältiger Prüfung meiner Präparate nichts bemerken. Anscheinend lag HAECKER eine vielleicht etwas abweichende Form des *C. viridis* vor. Nach mündlicher Angabe von HAECKER trat im Tümpel des Freiburger Institutes einige Jahre hindurch die Riesenform *C. viridis gigas* auf. Es wäre also denkbar, daß speziell bei dieser Varietät die Mikrochromosomen auftreten. Leider habe ich bis jetzt keine *gigas*-Varietät untersuchen können.

9. **Cyclops diaphanus**, Fischer.

Die Feststellung der Chromosomenzahl war bei diesem von CLAUS genau beschriebenen Copepoden ziemlich schwierig, da mir nur zwei Fundorte bekannt waren, und da diese fast das ganze Jahr über trocken lagen. Von einigen erbeuteten und im Aquarium gehaltenen Tieren gelang es mir schließlich, ein Exemplar kurz vor der Eiablage zu konservieren. In der biserialen Anordnung fanden sich bei diesem Tier sechs Ditetraden. Die einzelnen Tetraden sind stäbchenförmig und deutlich quergekerbt. Von einem Längsspalt konnte ich nichts bemerken (Fig. 11).

10. **Cyclops gracilis**, Lilljeborg.

Dieses meist prächtig rotgelb gefärbte Tierchen mit seiner schlanken, eleganten Körperform und seinen dunkelblau durchschimmernden Ovarien und Ovidukten gehört zu unsern schönsten Copepoden. Von seinem nächsten Verwandten, dem *C. diaphanus*, unterscheidet er sich durch bedeutend längere erste Antennen.

C. gracilis weist von allen untersuchten Cyclopiden die geringste Chromosomenzahl auf. In der biserialen Anordnung finden sich nämlich nur drei Ditetraden (Fig. 12), deren Tetraden, ebenso wie bei den bisher betrachteten Formen, in zwei Ebenen angeordnet und deutlich längsgespalten und quergekerbt sind. Daß diese Tetraden wirklich denjenigen der übrigen Cyclopiden entsprechen, zeigt ein

Vergleich entsprechender Stadien aus der Wachstumszone. Wir finden dort bei *C. strenuus*, wie schon aus den Arbeiten von Rückert und Lérat hervorgeht, elf meist verschlungene Doppelfäden, bei *C. viridis* deren sechs usw., also stets eine Anzahl, die der Zahl der in der biserialen Anordnung sich vorfindenden Ditetraden entspricht. Bei *C. gracilis* treten uns sowohl die Ditetraden der biserialen Anordnung als auch die Doppelfäden der Wachstumszone (Fig. 13) in der Drei-Zahl entgegen, so daß feststeht, daß aus einem Doppelfaden eine Ditetrade hervorgeht.

11. Cyclops fuscus, Jurine,

ein sich häufig findender, aber fast nie in größerer Zahl auftretender Copepode. Immer konnte ich in seiner Gesellschaft den ihm nahverwandten, ihn aber an Individuenzahl meist übertreffenden *Cyclops albidus* nachweisen. Diese beiden durch Farbenpracht und Körpergröße ausgezeichneten Tierchen sind zusammen mit ihrer vermutlichen Bastardform, dem *C. distinctus*, wohl die schönsten unsrer einheimischen Cyclopiden. Sie bevorzugen klare, stehende Gewässer mit reichlichem Pflanzenwuchs. Besonders häufig fand ich die beiden Arten und ihre Bastardform in der Blaulach bei Kirchentellinsfurt und in den Altwassern des Neckars bei Eßlingen. Diese Altwasser bilden eine Reihe von parallel zu dem Flußbett gelagerten Teichen und werden jedes Frühjahr von dem Neckar überschwemmt. Sie beherbergen eine außerordentlich reiche Fauna. Neben zahlreichen Protozoen, Turbellarien, Trematoden, Rotatorien, Insektenlarven, Daphniden und andern Crustaceen machen sich insbesondere durch ihre große Individuenzahl die drei eben genannten Arten der Gattung Cyclops bemerkbar.

Cyclops fuscus ist das ganze Jahr über in Fortpflanzung anzutreffen. Er ist ein äußerst räuberischer Geselle, der selbst den mit ihm vergesellschafteten, ihm an Größe nur wenig nachstehenden *C. albidus* nicht verschont. Bei Eiern, die im Begriff sind, die Ovidukte zu verlassen, finden wir bei *C. fuscus* in der biserialen Anordnung sieben Ditetraden (Fig. 14). Die Anordnung entspricht, wie bei allen Cyclopiden, so auch bei der *fuscus-albidus*-Gruppe den in Textfig. 1 schematisch dargestellten Verhältnissen. Die Einzeltetraden sind längsgespalten und quergekerbt und haben eine ungefähr hantelförmige Gestalt. Gewöhnlich liegt, wie bei *C. strenuus* (Fig. 1), ein Chromosom central, während die übrigen sechs sich in der Äquatorialplatte ringförmig um dieses eine anordnen.

12. Cyclops albidus, Jurine

ist an seinen dunkeln Querbinden leicht zu erkennen. Wie *C. fuscus*, so bevorzugt auch er klare, kalte Gewässer mit reichem Pflanzenwuchs. Er findet sich häufiger als *C. fuscus* und übertrifft ihn gewöhnlich auch an Individuenzahl. Wie zu erwarten war, so zeigte sich denn auch, daß *C. albidus*, ebenso wie *C. fuscus*, eine Normalzahl von 14 Chromosomen besitzt. In der zweiten Reifungsteilung fanden sich nämlich bei *C. albidus* in der Äquatorialplatte sieben Tetraden (Fig. 16 u. 17), an denen insbesondere in der Seitenansicht (Fig. 17) deutlich Längs- und Querspalt hervortreten. Ebenso wie bei *C. fuscus*, bilden auch hier in der Äquatorialebene sechs Chromosomen einen Kreis um das in der Mitte gelegene siebente. Die einzelnen Tetraden sind wesentlich kleiner als bei *C. fuscus*.

13. Cyclops distinctus

tritt uns zum erstenmal in einer Beschreibung Richards (1887) entgegen, wo er unter dem Namen *C. tenuicornis var. distinctus* als eine Varietät des *C. albidus* aufgeführt wird.

Schmeil erbeutete 1892 in der Umgebung von Halle an drei verschiedenen Fundorten je ein weibliches Exemplar dieses Cyclopiden. »Das nur ganz ausnahmsweise Auftreten dieser Form und der Umstand, daß die Körpereigentümlichkeiten desselben gleichsam ein Gemisch derjenigen von *C. fuscus* und *C. albidus* repräsentieren«, bestimmten Schmeil, das Tier für einen Bastard zwischen *C. fuscus* und *C. albidus* zu erklären.

Auch E. Wolf (1904), der den *C. distinctus* an verschiedenen Orten Württembergs feststellen konnte, spricht die Ansicht aus, daß es sich hier um eine Bastardform handle.

In den oben beschriebenen Altwassern des Neckars bei Eßlingen traf ich den *C. distinctus* zum erstenmal an und konnte ihn in der Folge noch an verschiedenen Örtlichkeiten feststellen, stets aber fand er sich in Gesellschaft von *C. fuscus* und *C. albidus* vor. Die Größe des *C. distinctus* und seine ganze Körperform weisen schon auf eine nahe Verwandtschaft mit *C. fuscus* und *C. albidus* hin, und eine genauere Untersuchung des Tieres bestätigt dies. So zeigt das fünfte rudimentäre Fußpaar, ein bei den einzelnen Arten nur geringen Schwankungen unterworfenes und daher systematisch wichtiges Organ, die auch für *C. fuscus* und *C. albidus* typische Form. Die

ersten Antennen stimmen bis auf Bau und Größe des Sinneskölbchens am zwölften Segment mit denjenigen des *C. albidus* überein. Dieses Sinneskölbchen hält ungefähr die Mitte zwischen der kleinen Sinnesborste des *C. fuscus* und dem großen Sinneskolben des *C. albidus*. Das Receptaculum seminis stimmt in seinem Bau weder mit dem des *C. fuscus* noch mit demjenigen des *C. albidus* vollkommen überein, doch steht der *C. distinctus* in dieser Beziehung entschieden dem *C. fuscus* näher (vgl. SCHMEIL 1892, Tafel I, Fig. 6, 13 und 15). Von Interesse ist auch noch die Lage der Eiballen. Während dieselben bei *C. fuscus* vollkommen an den Körper angelegt sind, bei *C. albidus* jedoch unter einem Winkel von 45° von dem Abdomen abstehen, nehmen sie bei *C. distinctus* eine Zwischenstellung ein; sie bilden einen Winkel von etwa 20° mit dem Abdomen.

Seinen morphologischen Merkmalen und der Stellung seiner Eiballen zufolge nimmt der *C. distinctus* etwa eine Mittelstellung zwischen *C. fuscus* und *C. albidus* ein, und auch die Färbung des Tieres scheint hiermit im Einklang zu stehen. *C. albidus* ist im allgemeinen grau gefärbt und weist stets eine dunkle Bänderung des Körpers und der ersten Antennen auf. *C. fuscus* zeigt meist eine dunkelgrüne Färbung, das Auge ist leuchtend rot und das Rec. sem. orangerot gefärbt. Im Gegensatz dazu ist *C. distinctus* stets leicht blaugrün gefärbt, das Auge ist schwarz, wie bei *C. albidus*, und das Rec. sem. blaßgelblich. Ganz ähnliche Farbenunterschiede wie die weiblichen Tiere weisen auch die ♂♂ der drei Formen auf. Das Männchen des *C. distinctus* ist leicht an seiner blassen grünlichgrauen Färbung zu erkennen, auch übertrifft es die beiden andern Formen etwas an Größe.

Daß es sich bei dem vorliegenden *C. distinctus* um einen Cyclopiden handelt, der eine Mittelstellung zwischen *C. fuscus* und *C. albidus* einnimmt, unterliegt auch nach meinen Befunden keinem Zweifel. Anders verhält es sich mit dem nach den Angaben SCHMEILS nur ganz ausnahmsweisen Auftreten dieser Form. Sowohl in den Eßlinger Altwassern als auch in der Blaulach bei Kirchentellinsfurt traf ich den *C. distinctus* des öfteren in ziemlich beträchtlicher Zahl an. Auf einem Gebiet von wenigen Quadratmetern erbeutete ich verschiedene Male gegen 150 geschlechtsreife weibliche und 40 bis 50 männliche Tiere. Dieses zahlreiche Auftreten spricht zunächst viel eher für eine selbständige Art und läßt es fraglich erscheinen, ob wir es hier mit einer Bastardform zu tun haben. Haben wir jedoch wirklich einen Bastard vor uns, so spricht die von mir an

diesen Fundorten konstatierte Häufigkeit des *C. distinctus* zum mindesten für eine sich konstant fortpflanzende Bastardrasse, während ich andrerseits das von Schmeil angegebene Einzelauftreten für das direkte Ergebnis einer Bastardierung ansehen möchte.

Um einen Einblick in diese Verhältnisse zu bekommen, versuchte ich es nun, *C. fuscus* und *C. albidus* zu kreuzen. Ich isolierte zu diesem Zwecke Weibchen von *C. fuscus*, welche ein noch ungefülltes Rec. sem. hatten, und brachte sie mit *C. albidus* ♂♂ zusammen. Hierbei machte ich jedoch die Erfahrung, daß die sehr räuberischen *C. fuscus* ♀♀ stets die viel kleineren ♂♂ des *C. albidus* auffraßen. Mehr Erfolg hatte ich bei der umgekehrten Kreuzung, bei der Vereinigung von *C. fuscus* ♂♂ mit ♀♀ von *C. albidus*. Einigen der *C. fuscus*-Männchen gelang es nämlich, ihre Spermatophoren anzuheften, und bei drei Weibchen des *C. albidus* konnte ich ein mit Spermatozoen gefülltes Rec. sem. feststellen. Zwei der Tiere schritten denn auch bald zur Eiablage, die Eier wurden befruchtet und begannen sich zu furchen. In diesem Stadium gingen nun, wahrscheinlich infolge äußerer Einflüsse, die Tiere zu Grunde, so daß ich leider das Ergebnis der Bastardierung nicht feststellen konnte.

Es fragt sich nun, ob der *C. distinctus* tatsächlich die aus dieser Bastardierung hervorgehende Zwischenform ist. Die Mittelstellung die *C. distinctus* in morphologischer Hinsicht zwischen *C. fuscus* und *C. albidus* einnimmt, sowie sein stets an das Vorhandensein dieser beiden Formen gebundenes Vorkommen sprechen im Zusammenhang mit den wenigstens in einem ersten Anfang gelungenen Bastardierungsversuchen mit großer Wahrscheinlichkeit für die Bastardnatur des *C. distinctus*.

Bei *C. fuscus* sowohl als auch bei *C. albidus* ließen sich in der biserialen Anordnung sieben Ditetraden nachweisen, und man erwartet zunächst, auch bei *C. distinctus* dieselbe Zahl vorzufinden. Allein wenn wir die Chromosomenformen von *C. fuscus* (Fig. 14) und *C. albidus* (Fig. 16) vergleichen, so finden wir, daß dieselben in der Größe wesentlich verschieden sind. Werden nun die Chromosomen des Bastarden eine mittlere Größe aufweisen, oder wird, vielleicht unter Änderung der Chromosomenzahl, eine Chromosomenform gebildet, die einer der beiden mutmaßlichen Stammformen entspricht?

In dem der vergleichenden Untersuchung zu Grunde gelegten Stadium der biserialen Anordnung fanden sich nun bei *C. distinctus* elf Tetraden. Von diesen elf Tetraden stimmen zehn in Form und

Größe überein, sie weisen genau die für *C. fuscus* typische Form auf. Die elfte Tetrade ist in der Form den andern zehn ähnlich, ist jedoch wesentlich kleiner als diese (Taf. XXV, Fig. 18). Ebenso wie bei *C. fuscus* sind auch bei *C. distinctus* Längs- und Querspalt der einzelnen Tetraden meist gut sichtbar. Die zehn *fuscus*-ähnlichen Tetraden sind in zwei Ebenen angeordnet und bilden, sich paarweise gegenüberliegend, fünf Ditetraden. Die kleine elfte Tetrade stellte sich in eine der beiden Ebenen der Äquatorialplatte ein; sie scheint die Wanderung gegen den Pol etwas früher anzutreten als die typischen Chromosomen (Fig. 19). In Polansichten der biserialen Anordnung nimmt dieses Heterochromosom[1] im allgemeinen eine centrale Lage inmitten der fünf Tetraden der einen Ebene der Äquatorialplatte ein (Fig. 18).

Wie ließe sich nun unter der Annahme, daß es sich um eine Bastardform handelt, diese auffallende, von den beiden mutmaßlichen Stammformen abweichende Chromosomenzahl erklären?

Da sowohl *C. fuscus* als auch *C. albidus* eine Normalzahl von 14 Chromosomen aufweisen, so müssen sich bei Bastardbildung in der befruchteten Eizelle sieben *fuscus*- und sieben *albidus*-Chromosomen vereinigen. Nun haben wir aber gesehen, daß die Chromosomen des *C. albidus* wesentlich kleiner sind als die des *C. fuscus*, und daß ferner die Chromosomen des *C. distinctus* in Form und Größe mit denjenigen des *C. fuscus* übereinstimmen. Es hat also anscheinend der Bastard, dem sieben große *fuscus*- und sieben kleine *albidus*-Chromosomen zur Verfügung stehen, die Tendenz, Chromosomen nach dem *fuscus*-Typus zu bilden. Nimmt man nun an, daß sich hierbei je zwei der kleinen *albidus*-Chromosomen zu einem solchen vom *fuscus*-Typus vereinigen, so erhält man zehn große Chromosomen und daneben noch ein kleines Heterochromosom. Auf diese Weise ließe sich das bei *C. distinctus* in der biserialen Anordnung konstatierte Vorkommen von fünf Ditetraden und einer kleineren Tetrade erklären.

Eine vollständige Lösung dieser interessanten Bastardfrage ist nur auf experimentellem Wege durch Fortsetzung der infolge Materialmangels unterbrochenen Kreuzungsversuche möglich, und ich zweifle

---

[1] Ohne vorläufig die Homologisierung dieser besonderen Chromosomentypen mit den bei Hemipteren beobachteten Gebilden durchführen zu können, werde ich hier unter Heterochromosomen tetradenähnliche Chromosomen von auffallend geringer Größe, unter Mikrochromosomen (Diplosomen oder Monosomen) doppelte oder einfache punktförmige Chromosomen verstehen.

nicht, daß durch Wiederholung und Fortsetzung dieser Versuche der endgültige Beweis für die Bastardnatur des *C. distinctus* erbracht werden kann.

14. Cyclops serrulatus, Fischer

ist die am häufigsten und zahlreichsten auftretende Form der württembergischen Cyclopiden. In den kleinsten Gräben und Tümpeln findet er sich ebensowohl wie in Bächen und Teichen. Das Weibchen ist durch eine an der Außenseite der beiden Furkaläste sich vorfindende Dornenreihe, die sogenannte Säge, gut charakterisiert. *C. serrulatus* ist eine perennierende, sich polycyklisch fortpflanzende Art; es finden sich daher beinahe das ganze Jahr über geschlechtsreife Tiere, und es macht also die Beschaffung des Untersuchungsmaterials bei dieser Art keine Schwierigkeiten.

In den Prophasen der ersten Reifungsteilung finden sich zwölf typische Tetraden und zwei Mikrochromosomen. Die zwölf Tetraden sind in zwei Ebenen angeordnet und bilden, sich paarweise gegenüberliegend, sechs Ditetraden. Deutlich erkennbar ist bei allen die Querkerbe, während der Längsspalt nur bei einzelnen der Tetraden und in dünnen Schnitten gut sichtbar ist (Fig. 20). Das Mikrochromosomenpaar ist in diesem Stadium meist noch vereinigt und liegt ziemlich weit von der Äquatorialplatte entfernt. Die Mikrochromosomen rücken dann allmählich auseinander (Fig. 21 und 22) und wandern den beiden Chromosomenplatten zu. Hier stellen sie sich im allgemeinen so ein, daß sie sich ebenso wie die typischen Tetraden gegenüberliegen, nur sind sie gewöhnlich etwas weiter auseinandergelagert als diese (Fig. 23). Die erste Reifungsteilung, welche die beiden Ebenen der Äquatorialplatte trennt, trennt auch die Mikrochromosomen. Das in der Eizelle zurückbleibende Mikrochromosom kann bei der zweiten Reifungsteilung anscheinend entweder in den zweiten Richtungskörper wandern oder in der Eizelle bleiben. Es erinnert dieses Verhalten an die Heterochromosomen, die Wilson in der Spermatogenese von Hemipteren nachweisen konnte und denen geschlechtsbestimmende Eigenschaften zukommen sollen. Ob es sich hier bei der Ovogenese von *C. serrulatus* um ähnliche Verhältnisse handelt, läßt sich ohne eine genaue Untersuchung der Spermatogenese derselben nicht feststellen. Jedenfalls erinnern die Bilder, welche ich bei *C. serrulatus* bekommen habe (Fig. 20, 21), in auffallender Weise an diejenigen, welche Haecker bei *C. viridis* (*? gigas*) gefunden hat (1902, Taf. 3, Fig. 30). Bei dem außerordentlichen Größen-

unterschiede zwischen *C. serrulatus* und *C. viridis* (speziell *var. gigas*) ist natürlich eine Verwechslung ausgeschlossen, vielmehr ist festzustellen, daß bei zwei einander sehr entfernt stehenden Formen die gleichen Chromosomenverhältnisse auftreten können.

15. Cyclops prasinus, Fischer.

Dieser kleine, zu den Mikrocyclopiden gehörige Copepode bietet infolge seiner satten grünen Färbung und des großen leuchtend roten Auges ein prächtiges Bild. Er findet sich vorwiegend in langsam fließenden Waldbächen, wo er in dem in Fäulnis übergehenden Laub Unterschlupf und reichliche Nahrung findet. *C. prasinus* ist eine ausgesprochene Sommerform.

Trotz der nahen Verwandtschaft mit dem *C. serrulatus* zeigt uns der *C. prasinus* andre Chromosomenverhältnisse als dieser. Die Chromosomen gleichen zwar in der Form denjenigen des *C. serrulatus*, aber sie sind wesentlich kleiner. Ferner finden wir in der biserialen Anordnung nur fünf Ditetraden und daneben ein unpaares Heterochromosom (Fig. 24). Deutlich zu erkennen sind auch hier, wie bei *C. serrulatus*, die Querkerben. Ähnlich wie das Mikrochromosomenpaar des *C. serrulatus*, stellt sich auch das Monosom (unpaares Mikrochromosom) des *C. prasinus* vor der Durchführung der ersten Reifungsteilung etwas über der einen der beiden Ebenen der Äquatorialplatte ein (Fig. 25). Ob dieses Monosom bei den Reifungsteilungen im Ei bleibt, oder ob es in einen der Richtungskörper übertritt, konnte ich nicht feststellen.

16. Cyclops phaleratus, Koch.

Cyclops phaleratus und die mit ihm zu einer Gruppe vereinigten, selten vorkommenden Formen *C. affinis*, Sars und *C. fimbriatus*, Fischer nehmen infolge ihrer abweichenden Körperbeschaffenheit, des von den übrigen Cyclopiden verschiedenen Kopulationsaktes und der verschiedenen Ausbildung der Ovidukte eine Sonderstellung unter den Cyclopiden ein. Insbesondere der *C. phaleratus* erinnert seinem ganzen Habitus nach sofort an die Gattung *Canthocamptus*. Er nimmt seinen morphologischen Eigenschaften zufolge eine Zwischenstellung zwischen den Cyclopiden und Harpacticiden ein.

C. phaleratus weist eine Normalzahl von zwölf typischen Chromosomen und einem unpaaren Heterochromosom auf. In der biserialen Anordnung finden sich sechs Ditetraden und ein in der einen Ebene der Äquatorialplatte liegendes Monosom (Fig. 26 und 27). Die Chro-

mosomen lassen alle eine scharfe Querkerbe erkennen, während der Längsspalt nur auf günstigen Schnitten festgestellt werden kann und wahrscheinlich infolge einer leichten Quellung der chromatischen Substanz nicht deutlich hervortritt. Auch das unpaare Heterochromosom ist quergekerbt und nimmt, ähnlich wie dasjenige des *C. distinctus*, eine centrale Lage ein.

Die Chromosomenzahlen und ihr Verhältnis zur Verwandtschaft der Cyclopiden.

Obwohl das Gesetz von der spezifischen Konstanz der Chromosomenzahlen in letzter Zeit einige Einbuße erlitten hat durch die Angaben verschiedener Forscher, die teils im Pflanzen-, teils im Tierreich bei einzelnen Arten ein Schwanken der Chromosomenzahl feststellen konnten, so dürfen wir doch wohl zunächst als Regel hinstellen, daß jeder Organismenart eine bestimmte feststehende Zahl von Chromosomen zukommt.

Betrachten wir die von MONTGOMERY (1906) zusammengestellte Tabelle der bis dahin bekannten Chromosomenzahlen, so finden wir einerseits bei verschiedenen Klassen und Familien eine gewisse Stabilität des Chromosomenkomplexes und andrerseits wiederum selbst bei nahverwandten Arten eine nicht unbeträchtliche Verschiedenheit der Chromosomenzahlen. So zeigen die Amphibien, mit Ausnahme von *Rana temporaria*, die Normalzahl von 24 und die Opisthobranchier in den Ovocyten durchweg die Zahl von 16 Chromosomen. Im Gegensatz dazu weisen die Coleopteren, Lepidopteren, Orthopteren, Crustaceen, Anneliden und Nematoden eine große Verschiedenheit ihrer Chromosomenzahlen auf. Da jedoch bei allen diesen Gruppen nur von einer verhältnismäßig kleinen Anzahl von Arten sichere Angaben vorliegen, so lassen sich allgemeine Schlüsse daraus wohl kaum ziehen. Am besten lassen sich die Verhältnisse bei den von WILSON und MONTGOMERY genauer untersuchten Hemipteren überblicken. Auch hier herrscht innerhalb der einzelnen Familien wenig Übereinstimmung in den Chromosomenzahlen. Eine Ausnahme bildet nur die Familie der Pentatomiden. Es findet sich bei ihr 14 als Normalzahl, und nur bei drei von 17 untersuchten Arten tritt dafür die Zahl von 16 Chromosomen. Es herrscht also, soweit sich bis jetzt übersehen läßt, innerhalb der einzelnen Familien und Ordnungen des Tierreichs im allgemeinen keine Übereinstimmung der Chromosomenzahlen.

In Einklang damit stehen meine Befunde bei den Cyclopiden. Hier schwankt die Chromosomenzahl zwischen 22 bei *C. strenuus* und 6 bei *C. gracilis*. Vergleiche das in einer Tabelle zusammengestellte Ergebnis der Untersuchungen:

	Anzahl der Ditetraden in der biserialen Anordnung	Somit Normalzahl
Cyclops strenuus	11	22
» *insignis*	11	22
» *bicuspidatus*	9	18
» *bicuspidatus* var. *odessana*	9	18
» *dybowskii*	9	18
» *fuscus*	7	14
» *albidus*	7	14
» *leuckarti*	7	14
» *serrulatus*	6 (+ 2 Mikrochromosomen)[1]	12 + 2m
» *phaleratus*	6 (+ 1 Heterochromosom)[1]	12 + 1h
» *viridis*	6	12
» *diaphanus*	6	12
» *prasinus*	5 (+ 1 Mikrochromosom)	10 + 1m
» *distinctus*	5 (+ 1 Heterochromosom)	10 + 1h
» *vernalis*	5	10
» *gracilis*	3	6

Die systematische Einteilung einer Gruppe oder Familie und die Feststellung der Verwandtschaft der einzelnen Arten wird im allgemeinen nach gröberen morphologischen und anatomischen Unterschieden vorgenommen. Mit demselben Rechte, mit dem wir entwickelte, ausgewachsene Tiere vergleichen, um ihre systematische Stellung festzulegen, können wir, glaube ich, auch die Ei- und Samenzellen, die dem ganzen späteren Organismus seine Entstehung geben, zum Vergleiche heranziehen. Wohl werden sich dabei meist keine scharfen Unterschiede feststellen lassen, allein wenn solche, wie hier bei den Cyclopiden, vorhanden sind, so ist auch anzunehmen, daß eine vergleichende Untersuchung der Struktur der Eizellen Schlüsse auf die verwandtschaftliche Stellung der entsprechenden Arten gestattet.

Wie schon aus der Regel von der Konstanz der Chromosomenzahl hervorgeht, müssen wir die Chromosomen als sehr konservative, bei den einzelnen Arten in konstanter Zahl auftretende Gebilde be-

[1] Siehe die Definition S. 468, Anm. 1.

trachten. Wenn wir nun also bei nahverwandten, wahrscheinlich auf eine gemeinsame Stammform zurückführbaren Arten eine Verschiedenheit der Chromosomenzahl antreffen, so müssen wir bei der Wichtigkeit der Substanz der Chromosomen, als hauptsächlicher Träger der Vererbung, und bei der Rolle, die sie bei allen Zellteilungen, Reifungsteilungen und Befruchtungsprozessen spielt, annehmen, daß diese Abänderung der Chromosomenzahl nicht eine zufällige oder willkürliche ist, sondern daß sie Hand in Hand geht mit morphologischen und biologischen Veränderungen der Arten.

Als Stammform für unsre Süßwassercyclopiden müssen wir eine den pelagisch lebenden, fast ausnahmslos marinen Calaniden oder Pontelliden nahestehende Form betrachten. Die gänzlich veränderten Lebensverhältnisse, die insbesondere das Leben in flachen, reichlich mit Pflanzen durchsetzten Gewässern mit sich brachte, veranlaßten eine Reihe von Veränderungen. Die den pelagisch lebenden Formen als Schwebeapparate dienenden, reichlich mit Borsten versehenen, sehr langen Antennen waren für das Leben in kleinen Teichen und Gräben mit dichtem Pflanzenwuchs hinderlich und wurden bedeutend verkürzt. Die erste Antenne, die bei den Pontelliden und Calaniden 24—25 gliedrig ist, weist bei einer beträchtlichen Zahl von Cyclopiden 17, bei einigen spezialisierten Formen nur noch acht bis zehn Glieder auf. Ähnlich wie die ersten Antennen verhielten sich die Schwimmfüße mit ihren zahlreichen Anhängen. Auch hier trat eine Rückbildung ein, die in ihren verschiedenen Stadien am besten an dem fünften rudimentären Schwimmfußpaar der Cyclopiden zu verfolgen ist. Die Fortpflanzungsverhältnisse erfuhren ebenfalls ihre Anpassungen an die verschiedenen Lebensbedingungen. Während die pelagisch lebenden Formen der Cyclopiden den ganzen Sommer über in Fortpflanzung anzutreffen sind, lassen sich bei den übrigen Arten bestimmte Fortpflanzungsperioden feststellen. Diese sind insbesondere bei den Bewohnern kleiner Tümpel und Gräben durch dazwischen liegende Trockenperioden und durch Einfrieren festgelegt. Aber auch in größeren, das ganze Jahr über wasserhaltenden Teichen sind verschiedene Fortpflanzungsperioden zu konstatieren. Es lassen sich jedoch im Laufe eines Jahres in solchen Teichen oder Tümpeln fast stets eine ganze Anzahl von Copepodenarten feststellen, und es scheint, daß die einzelnen Arten, um Übervölkerung und Nahrungsmangel zu vermeiden, zu verschiedenen Zeiten in Fortpflanzung eintreten, und daß so das periodische Auftreten der einzelnen Arten zu erklären ist.

Wir müssen also die Cyclopiden als eine in der Hauptsache an das Tümpelleben angepaßte Familie betrachten, die sich aus pelagisch lebenden marinen Formen durch Rückbildung verschiedener Organe entwickelt hat. Diese allmähliche Rückbildung läßt sich in zwei scharf getrennten, durch keine Übergänge verbundenen Reihen verfolgen, wobei in jeder der Reihen Hand in Hand mit der Rückbildung eine Abnahme der Chromosomenzahl zu konstatieren ist.

I. Reihe.

Das Endglied des rudimentären Füßchens trägt drei Anhänge.

Das fünfte Cephalothoraxsegment ist seitlich stets mit einem Borsten- oder Dornenbesatz versehen.

a) Rudimentäres Füßchen zweigliedrig.

fuscus-albidus-Gruppe. Erste Antenne 17gliedrig.

C. fuscus mit 14 Chromosomen
C. albidus » 14 »
C. distinctus mit 10 Chromosomen und 1 Heterochromosom.

b) Rudimentäres Füßchen eingliedrig.

serrulatus-prasinus-Gruppe. Erste Antenne zwölfgliedrig.

C. serrulatus mit 12 Chromosomen und 2 Mikrochromosomen
C. prasinus » 10 » » 1 »

phaleratus-Gruppe. Erste Antenne zehngliedrig.

C. phaleratus mit 12 Chromosomen und 1 Heterochromosom.

II. Reihe.

Das Endglied des rudimentären fünften Fußpaares trägt zwei Anhänge.

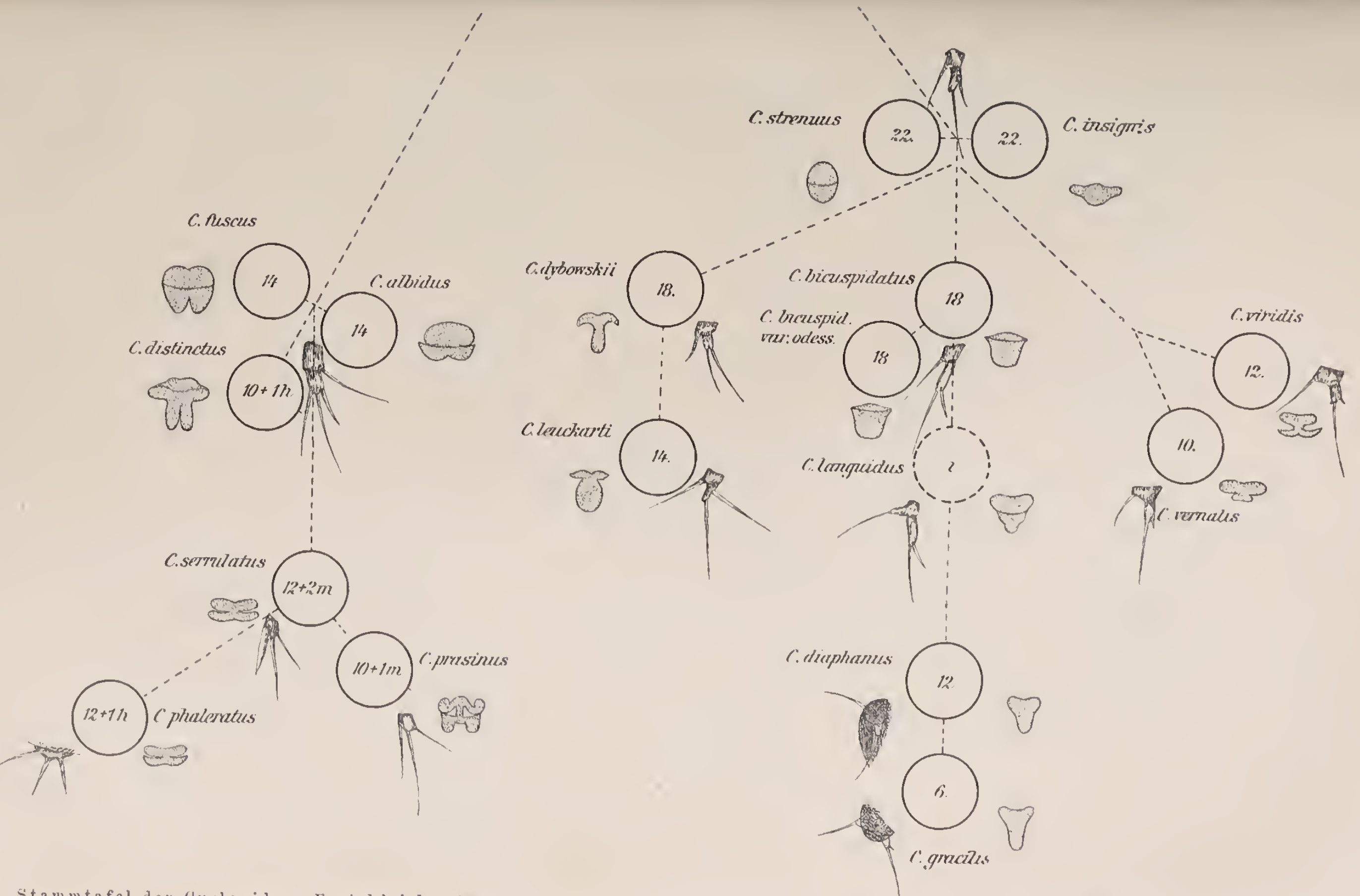
Am fünften Cephalothoraxsegment tritt niemals ein Borsten- oder Dornbesatz auf.

a) Rudimentäres Füßchen mit zwei freiliegenden Gliedern.

strenuus-insignis-Gruppe. Erste Antenne mit je einer Reihe feinster Dornen an den letzten drei Segmenten.

C. strenuus mit 22 Chromosomen
C. insignis » 22 »

Textfig. 2.



Stammtafel der Cyclopiden. Es sind bei den einzelnen Arten neben der Chromosomenzahl auch noch zwei systematisch wichtige Organe, das rudimentäre Füßchen und das Rec. seminis, eingezeichnet.

dybowskii-Leuckarti-Gruppe. Die beiden letzten Segmente der ersten Antenne mit einer hyalinen Membran.

C. dybowskii mit 18 Chromosomen

C. leuckarti » 14 »

bicuspidatus-languidus-Gruppe. Die drei letzten Segmente der ersten Antenne ohne Dornenreihe und hyaline Membran. Letztes Glied des rudimentären Füßchens lang.

C. bicuspidatus mit 18 Chromosomen

C. » *var. odessana* mit 18 Chromosomen

viridis-vernalis-Gruppe. Die drei letzten Segmente der ersten Antenne ohne Dornenreihe und hyaline Membran. Basalglied des rudimentären Füßchens breit, das Endglied trägt am Innenrande nur einen sehr kurzen Dorn.

C. viridis mit 12 Chromosomen

C. vernalis » 10 »

b) Rudimentäres Füßchen zweigliedrig, das Basalglied unter der Haut verborgen. Schwimmfüße alle zweigliedrig.

diaphanus-gracilis-Gruppe.

C. diaphanus mit 12 Chromosomen

C. gracilis » 6 »

Ich habe nun versucht, diese verwandtschaftlichen Beziehungen der Cyclopiden, ihre allmähliche Umbildung und die parallel damit verlaufende Abnahme der Chromosomenzahl in einer Tabelle zum Ausdruck zu bringen (Textfig. 2). Es wurden dabei außer der Chromosomenzahl die rudimentären Füßchen und die stets für die einzelnen Spezies typischen Receptacula seminis beigefügt.

Einfach sind die Verhältnisse in der ersten Reihe. Die zu einer Gruppe zusammengefaßten Formen *C. fuscus* und *C. albidus*, die beide die Normalzahl von 14 Chromosomen aufweisen, stimmen im Bau ihres rudimentären Füßchens vollkommen überein. Auch die beiden Receptacula zeigen in ihrer Ausbildungsweise viel Ähnlichkeit. Hier ist auch *C. distinctus* (? *hybr. fuscus* × *albidus*) einzureihen, welcher Chromosomenverhältnisse besonderer Art aufweist (S. 467).

Als nächsten Verwandten der *fuscus-albidus*-Gruppe müssen wir den *C. serrulatus* betrachten. Das rudimentäre Füßchen ist bei ihm, wie auch bei *C. prasinus* und *C. phaleratus*, nur noch eingliedrig, doch weist auch hier das Endglied stets drei Anhänge auf. Außer dieser

Rückbildung ist auch eine Abnahme der Gliederzahl der ersten Antenne von 17 auf 12 eingetreten. Dem *C. serrulatus* mit 12 Chromosomen und zwei Mikrochromosomen steht der mit ihm zu einer Gruppe vereinigte *C. prasinus* (10 typische Chromosomen und 1 Mikrochromosom am nächsten. Andrerseits läßt sich auch eine Verwandtschaft desselben mit dem *C. phaleratus* konstatieren. Der letztere weist zwölf Chromosomen und ein Heterochromosom auf und bildet seiner ganzen Körperbeschaffenheit und Lebensweise zufolge ein Übergangsglied zu den Harpacticiden. Innerhalb dieser ersten Reihe von Cyclopiden läßt sich alles in allem eine mit der morphologischen Spezialisierung parallel laufende Reduktion der Chromosomenzahl nachweisen, falls wir wirklich die Mikrochromosomen als in Rückbildung begriffene Chromosomen ansehen dürfen.

Etwas komplizierter gestalten sich die Verhältnisse in der zweiten Reihe. Als höchststehende Form haben wir hier den *C. strenuus* und den sich kaum von ihm unterscheidenden *C. insignis* zu betrachten. An diese schließen sich drei Gruppen an, die *dybowskii-leuckarti-*, die *viridis-vernalis-* und die *bicuspidatus-languidus*-Gruppe, und es ist schwer zu sagen, welche derselben der *strenuus-insignis*-Gruppe am nächsten steht. Nach dem Bau der ersten Antenne und der Ähnlichkeit der Receptacula seminis lassen sich *C. dybowskii* und *C. leuckarti* in eine Gruppe zusammenfassen. Sie sind beide typische Sommerformen. Der nach der Gestaltung seines rudimentären Füßchens der *strenuus*-Gruppe näherstehende *C. dybowskii* weist 18, der *C. leuckarti* 14 Chromosomen auf.

Durch die Rückbildung des Dornes am Innenrande des Endglieds des rudimentären Füßchens ist die *viridis-vernalis*-Gruppe charakterisiert. Die in derselben vereinigten beiden Arten besitzen zwar 17gliedrige, aber ausnahmsweis kurze erste Antennen. Auch hier ließ sich eine beträchtlich reduzierte Chromosomenzahl konstatieren. *C. viridis* weist, wie ja schon von Haecker festgestellt wurde, zwölf Chromosomen auf, während ich bei *C. vernalis* zehn Tetraden auffand, von denen sich jedoch zwei durch besondere Größe auszeichneten[1].

Die *biscuspidatus-languidus*-Gruppe erinnert durch die Form der Rec. sem. am meisten an die *strenuus*-Gruppe. Das Endglied des rudimentären Füßchens ist in dieser Gruppe eigenartig verlängert.

---

[1]) Auch H. Matscheck stellte bei *C. vernalis* im allgemeinen die Zahl von zehn Chromosomen fest, doch fand er in einzelnen Fällen auch neben diesen zehn Tetraden noch ein kleines Mikrochromosom.

C. bicuspidatus und seine Varietät *odessana* weisen 18 Chromosomen auf. Leider gelang es mir nicht, die Chromosomenzahl des *C. languidus* festzustellen, was von besonderer Bedeutung wäre, da derselbe den Übergang zu der *diaphanus-gracilis*-Gruppe bildet. Während nämlich bei allen bisher erwähnten Arten die vier ersten Schwimmfüße dreigliedrig sind, ist bei *C. languidus* ein Teil der Schwimmfußäste drei- und ein Teil zweigliedrig.

Bei der *diaphanus-gracilis*-Gruppe sind sämtliche Schwimmfüße nur noch zweigliedrig, und ebenso erinnert die Form der Rec. sem. und der rudimentären Füßchen an *C. languidus*. Das Basalglied der rudimentären Füßchen ist unter der Haut verborgen, so daß dieselben lange Zeit für eingliedrig gehalten wurden. Die ersten Antennen sind bei beiden Formen 11gliedrig. Bei der nahen Verwandtschaft des *C. gracilis* mit dem *C. diaphanus* ist der große Unterschied in der Chromosomenzahl (*C. diaphanus* 12, *C. gracilis* 6) auffallend, ein Unterschied, welcher allerdings in den bekannten Verhältnissen von *Ascaris megalocephala bivalens* und *univalens* sein Gegenstück finden würde.

Es zeigt sich also, daß bei den Cyclopiden parallel mit der stufenweisen Umbildung einzelner Organe auch eine Abnahme der Chromosomenzahl geht, daß die höchstentwickelten Formen die größte, die am meisten spezialisierten Arten die kleinste Chromosomenzahl aufweisen.

Da nahverwandte Arten die gleiche oder eine nur wenig verschiedene Chromosomenzahl aufweisen, so läßt sich bei den Cyclopiden die Chromosomenzahl zusammen mit charakteristischen morphologischen Merkmalen zu einer systematischen Einteilung und zur Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse verwenden.

Anhang.

Die Reifungsteilungen bei C. viridis, Jurine.

Sowohl Rückert (1894) als auch Lérat (1905) haben bei ihren Untersuchungen, wie aus Text und Abbildungen hervorgeht, die Ovogenese des *C. strenuus* nur bis zu der von Haecker als »biseriale Anordnung« bezeichneten Bereitschaftstellung der Chromosomen verfolgt. Es haben nämlich diese beiden Forscher ihre Untersuchungen auf die Ovarial- und Ovidukteier beschränkt, und, wie ich schon in der Einleitung erwähnt habe, findet bei allen Cyclopiden die Durch-

führung der Reifungsteilungen erst nach dem Austritt der Eier aus den Ovidukten, also erst im Eiballen statt. Es beruhen also die Angaben dieser Autoren, insbesondere über die zweite Reifungsteilung, nur auf Vermutungen.

Häcker hat 1902 die Verhältnisse bei dem durch die Größe seiner Chromosomen ausgezeichneten *C. viridis* untersucht. Verleitet durch die ihm erst in der Äquatorialebene der zweiten Reifungsteilung entgegentretenden X-förmigen Chromosomen, kam Häcker zu der Annahme, daß bei der ersten Reifungsteilung von *C. viridis* nicht eine dicentrische Wanderung der Einzeltetraden stattfindet, sondern daß sich die Spalthälften jeder Einzeltetrade voneinander trennen und sich während der dicentrischen Wanderung paarweise vereinigen. Während der Metaphase der zweiten Reifungsteilung würde dann eine Umordnung der Einzelchromosomen stattfinden, und zwar würde speziell die Bildung der X-Figuren die Vereinigung zu einer großväterlichen und einer großmütterlichen Chromosomenhälfte bedeuten (Symmixis); so daß also die reife Eizelle eine zur Hälfte großväterliche und zur Hälfte großmütterliche Chromatinmasse besitzt.

H. Matscheck (1909) hat nun festgestellt, daß die Reifungsteilungen bei Cyclopiden, Harpacticiden und Centropagiden einen im wesentlichen übereinstimmenden Verlauf nehmen. Nur dem *C. viridis* räumt er, veranlaßt durch die in der Anaphase der ersten Reifungsteilung auftretenden X- oder H-förmigen Chromosomen, eine Ausnahmestellung ein und erkennt die Möglichkeit einer Symmixis im Sinne Häckers an.

Nun können aber, wie ich des öfteren feststellen konnte, solche X-förmige Tetraden bei *C. viridis* schon in der biserialen Anordnung auftreten (Taf. XXIV, Fig. 10) und ihre Form bis zur Metaphase der zweiten Reifungsteilung beibehalten; sie sind also nicht für die zweite Reifungsteilung charakteristisch, und die Schlußfolgerungen Häckers müssen daher in verschiedenen Punkten modifiziert werden. Alles in allem stellt sich der Verlauf der Reifungsteilungen nach meinen eigenen Beobachtungen in folgender Weise dar.

Nach dem Austritt der Eier aus den Ovidukten wandert das Keimbläschen, das sich wieder mit einer Membran umgeben hat, an die Peripherie des Eies (Fig. 28 in Pol-, Fig. 29 in Seitenansicht; »sekundäres Keimbläschen« Häckers). Bei der nun beginnenden ersten Reifungsteilung rücken die beiden Chromosomenplatten auseinander, und die an der Peripherie des Eies gelegenen sechs Tetraden wandern in den ersten Richtungskörper (Fig. 30,

31 und 32). Die sechs im Ei verbleibenden Tetraden stellen sich wieder in einer Ebene ein und drehen sich nun um ihre Längsachse um 90°. In Fig. 33 haben die peripher gelegenen fünf Tetraden die Drehung nahezu vollendet, die central gelegene sechste ist noch im Rückstand. Durch diese Drehung haben sich die Chromosomen so in der zweiten Richtungsspindel eingestellt, daß ihr Längsspalt in die Äquatorialebene derselben zu liegen kommt (Fig. 34). Die zweite Reifungsteilung trennt nun, wie schon Häcker festgestellt hat, die Tetraden nach ihrem Längsspalt.

Ein Vergleich mit den von H. Matscheck (1909) gemachten Angaben zeigt also, daß, abgesehen von dem für *C. viridis* so charakteristischen Auftreten von X-förmigen Tetraden, die Reifungsteilungen des *C. viridis* vollkommen mit denjenigen der übrigen Cyclopiden übereinstimmen.

Literaturverzeichnis.

Apstein, C. 1892. Quantitative Planktonstudien im Süßwasser. In: Biol. Centralbl. Bd. 12. S. 484—512.

Braun, H. 1908. Über die spezifischen Chromosomenzahlen in der Gattung Cyclops. In: Zool. Anz. Bd. 32. S. 407—412.

Claus, C. 1893. Über die Bildung der Greifantenne der Cyclopiden und ihre Zurückführung auf die weiblichen Antennen und auf die der Calaniden. In: Zool. Anz. Jahrg. 16. S. 261—269, S. 277—285.

—— 1893. Neue Beobachtungen über die Organisation und Entwicklung von Cyclops. In: Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 10. S. 283—356.

—— 1894. Über die Wiederbelebung im Schlamm eingetrockneter Copepoden und Copepodeneier. In: Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 11. S. 1—11.

Fick, R. 1907. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. In: Erg. d. Anat. u. Entwickl.-Gesch. Bd. 16. S. 1—140.

Giesbrecht, W. 1892. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfs von Neapel. In: Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Bd. 19.

Häcker, V. 1892. Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. In: Zool. Jahrb, Abteil. f. Anat. u. Ontog. Bd. 5. S. 211—248.

—— 1895. Die Vorstadien der Eireifung, zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschen-Nucleolen. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd 45. S. 200—273.

—— 1899. Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. Jena. G. Vischer.

—— 1901. Über die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees. Freiburg.

—— 1902. Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. In: Jen. Z. f. Naturw. Bd. 37. S. 297—395.

HÄCKER, V. 1904. Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. In: Zool. Jahrb. Suppl. 7. S. 161—256.
—— 1904. Über die neueren Ergebnisse der Bastardlehre, ihre zellengeschichtliche Begründung und ihre Bedeutung für die praktische Tierzucht. In: Arch. Nass. u. Ges. Biol. Jahrg. 1. S. 321—338.
—— 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergeb. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 1. S. 1—136.
HERTWIG, O. 1906. Allgemeine Biologie.
LÉRAT, P. 1905. Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. In: La Cellule. Vol. 22. p. 160—199.
MATSCHECK, H. 1909. Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. In: Zool. Anz. Bd. 34. S. 42—54.
MC CLUNG, C. E. 1905. The chromosome complex of orthopteran spermatocytes. In: Biol. Bull. Vol. 9. p. 304—340.
MONTGOMERY, TH. jr. 1901. A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoon. In: Trans. Amer. phil. Soc. Vol. 20. p. 154—236.
—— 1906. Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera Heteroptera. In: Trans. Amer. phil. Soc. (N. S.) Vol. 21. p. 97—173.
RICHARD, J. 1887. Liste des Cladocères et des Copépodes d'eau douce observés en France. In: Bull. Soc. Zool. France. Vol. 12. p. 156—164.
RÜCKERT. J. 1894. Zur Eireifung der Copepoden. In: Anat. Hefte. Bd. 4. S. 261—351.
SCHMEIL, O. 1892. Deutschlands freilebende Süßwassercopepoden. Teil I. Cyclopidae. In: Bibl. Zool. Heft 11.
—— 1893. —— Teil II. Harpacticidae. Ebenda Heft 15.
—— 1896. —— Teil III. Centropagidae. Ebenda Heft 18.
VAN DOUWE, C. 1903. Zur Kenntnis der freilebenden Süßwassercopepoden Deutschlands. In: Zool. Anz. Bd. 26. S. 463—465.
VOSSELER, J. 1886. Die freilebenden Copepoden Württembergs und angrenzender Gegenden. In: Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. Jahrg. 42. S. 167—204.
WILSON, E. B. 1900. The cell in development and inheritance. 2. édit. New-York.
—— 1905. Studies on chromosomes. I. The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera. In: Journ. exper. Zool. Vol. 2. p. 371—405.
—— 1905. Studies on chromosomes. II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic Chromosomes in Hemiptera, ibid. Vol. 2. p. 507—545.
—— 1906. Studies on chromosomes. III. The sexual differences of the chromosome groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. Ibid. Vol. 3. p. 1—40.
WOLF, E. 1904. Die Fortpflanzungsverhältnisse unsrer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb. Abt. f. System. Bd. 22. S. 1—180.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe des ABBEschen Zeichenapparates auf Objekttischhöhe gezeichnet. Die Vergrößerung ist in allen Fällen dieselbe. ZEISS Imm. 2,0 mm, Oc. 12.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Biseriale Anordnung (Provisorische Teilungsfigur. Metaphase I. von *Cyclops strenuus* Tümpelform. Polansicht.

Fig. 2. Dasselbe von *C. strenuus*. Winterform. Polansicht.

Fig. 3. » » » » Seitenansicht.

Fig. 4. Metaphase II von *C. strenuus* Winterform.

Fig. 5. Biseriale Anordnung, Polansicht, von *C. insignis*.

Fig. 6. Dasselbe von *C. leuckarti*.

Fig. 7. Dasselbe von *C. dybowskii*.

Fig. 8. Dasselbe von *C. bicuspidatus*.

Fig. 9. Dasselbe von *C. vernalis*.

Fig. 10. Dasselbe von *C. viridis*.

Fig. 11. Dasselbe von *C. diaphanus*.

Fig. 12. Dasselbe von *C. gracilis*.

Fig. 13. Ei aus der Wachstumszone von *C. gracilis*.

Fig. 14. Biseriale Anordnung von *C. fuscus*. Polansicht.

Fig. 15. » » » » Seitenansicht.

Fig. 16. Metaphase II von *C. albidus*, daneben der erste Richtungskörper.

Fig. 17. » II » » Seitenansicht.

Tafel XXV.

Fig. 18. Biseriale Anordnung von *C. distinctus*. Polansicht.

Fig. 19. » » » » Seitenansicht.

Fig. 20 u. 22. Dasselbe von *C. serrulatus*. Polansicht.

Fig. 21 u. 23. » » » Seitenansicht.

Fig. 24. Dasselbe von *C. prasinus*. Polansicht.

Fig. 25. » » » Seitenansicht.

Fig. 26. Dasselbe von *C. phaleratus*. Polansicht.

Fig. 27. » » » Seitenansicht.

Fig. 28—34. Reifungsteilungen bei *C. viridis*.

Fig. 28. Metaphase I. Polansicht. Es sind nur die in einer optischen Ebene liegenden Chromosomen gezeichnet.

Fig. 29. Metaphase I. Seitenansicht. Es sind nur die in einer optischen Ebene liegenden Chromosomen gezeichnet.

Fig. 30. Dicentrische Wanderung der Tetraden.

Fig. 31. Abschnürung des ersten Richtungskörpers.

Fig. 32. Anaphase I.

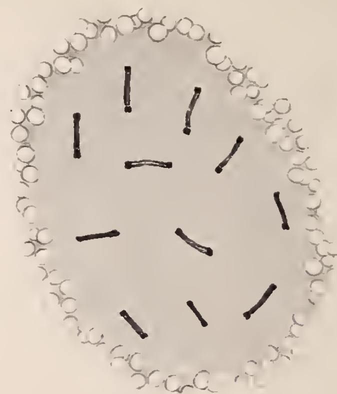
Fig. 33. Einstellung der im Ei zurückgebliebenen Tetraden in die Äquatorialebene der zweiten Richtungsspindel. Die peripher gelagerten Tetraden haben sich um 90° gedreht, die central gelegene ist noch im Rückstand.

Fig. 34. Metaphase II vollendet.

In den Figuren 2—10, 15, 19 und 20—29 sind stets nur die in einer Ebene liegenden Chromosomen gezeichnet.



1.



2.



6.

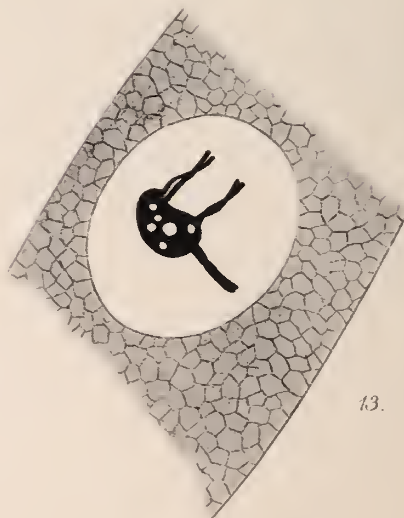


7.

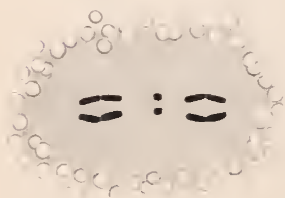




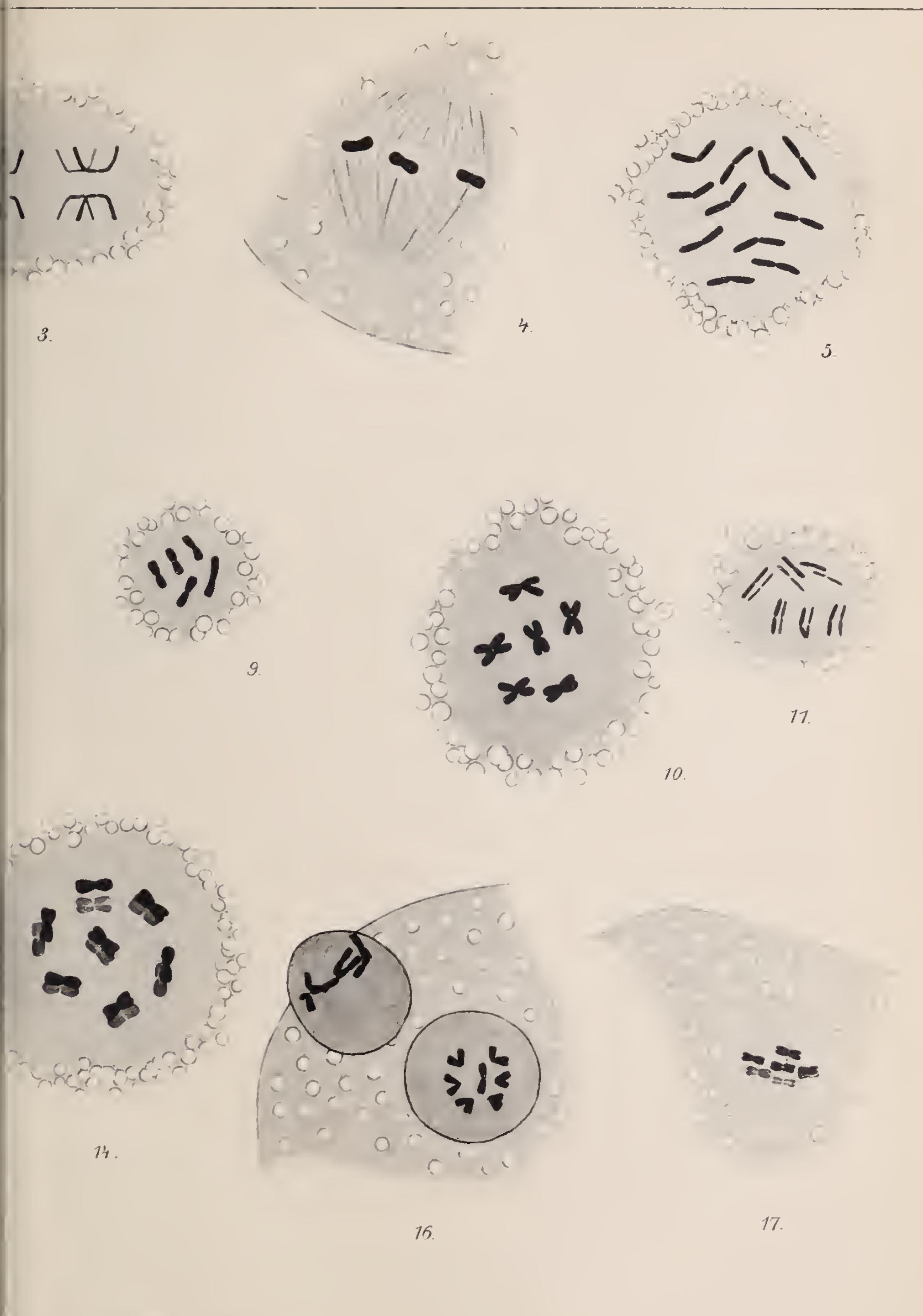
12.



13.

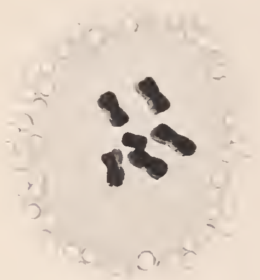


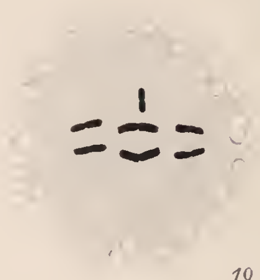
15.

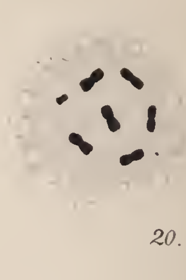


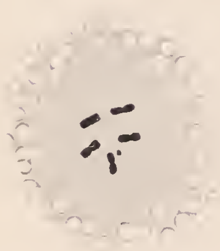
...ann, Leipzig

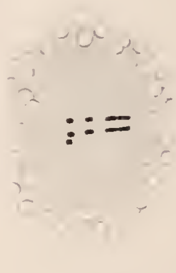
Lichtdruck v C. G. Röder G. m. b. H. Leipzig.


18.


19.

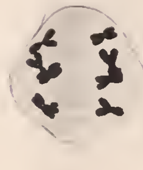

20.


24.

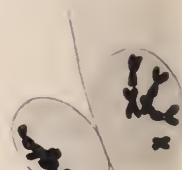

25.


26.


29.


30.


31.



H. Braun gez.

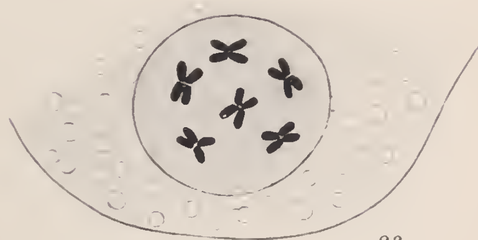
Verlag v. Wilhelm Eng

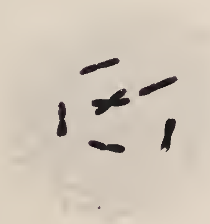

21.

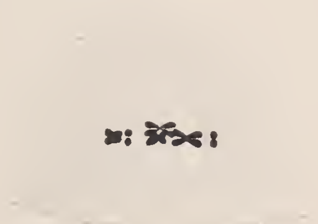

22.


23.


27.


28.


33.


34.

2.

n, Leipzig.

Lichtdruck v. C. G. Röder, G.m.b.H. Leipzig

The nuclear components of the sex cells of four species of cockroaches.

By

Max Morse,

College of the City of New-York.

With 1 figure in the text and plates XXVI—XXVIII.

The following article presents evidence for the conclusions, viz;

1. An unpaired idiochromosome or odd chromosome[1]) is present in the male of each of the species considered and the spermatogonia possess one chromosome fewer than the oögonia.

2. In the spermatogonia, this odd chromosome is not cast out into the cytoplasm, as MOORE and ROBINSON ('04) have stated (see page 2), but passes into half the spermatozoa, while a plasmosome[2]), which stains with many chromatin dyes is extruded from the nucleus and this is probably the phenomenon which is described by the British writers.

3. A side-by-side conjugation (parasynapsis, WILSON '09) of the chromatin threads during synizesis probably occurs.

4. Two longitudinal divisions of the chromosomes, thus formed, take place in the two spermatocytes.

5. Synizesis is not an artifact, but is a process bearing definite relations to the behavior of the centrosomes.[3])

6. RABL's ('85) theory of individuality and BOVERI's ('04) "Grundgesetz der Zahlenkonstanz" are true as far as the persistence of the odd chromosome, from the beginning of the first spermatocyte stages, through to the formation of the spermatozoön, affords evidence.

---

1) "Accessory chromosome", MC CLUNG; "odd chromosome" or "monosome", MONTGOMERY.

2) In the sense of OGATA ('83), the first describer.

3) Hence corroborative of SCHÖNFELD ('01), who first proposed the hypothesis that synizesis was due to the attraction of the chromosomes by the centrosomes.

Historical.

We shall review, briefly, the contributions which have thus far been made to the study of the spermatogenesis of the species considered in this paper. *Leucophaea maderiae* Brun. and Redtenb. and *Stylopyga orientalis* (L.) have never been studied with respect to spermatogenesis, as far as the present writer can determine. *Blatta germanica* L. has been used by LA VALETTE ST. GEORGE ('86) as material for the study of the derivation of the spermatozoön, his description beginning with the spermatocyte. The latter work is of historical value only at the present time.

VOM RATH ('91) used *Blatta germanica* as material for the study of amitosis, but for the present purpose, there is nothing of special interest involved. In the same species, ERLANGER ('97) described the origin of the nebenkern and incidentally mentions the number of chromosomes in the primary spermatocyte as twelve, which is the number determined by later workers, STEVENS and WASSILIEFF as well as by the present writer. ERLANGER also figures the odd chromosome, but he does not designate it as such, while the contraction phase of the spireme is also represented.

FARMER and MOORE ('04), in a comparative review of the phenomena of reduction in plants and animals, describe the behavior of the male sex cells of *Periplaneta americana* L. as typical for animals. In connection with this work, MOORE, in colaboration with ROBINSON ('04) trace a body which they term the "nucleolus" through the spermatocyte stages and reach the following conclusions;

". . . . The behaviour of the nucleolus in the different stages of spermatogenesis of *P. americana* is distinctly interesting on account of the wide difference in its behaviour from that ascribed to similar structures by various authors in other animals. We find it, in fact, frequently described as an accessory chromosome, differing from the ordinary chromosomes both in structure and function.

In the somatic cell[1] the nucleolus does not persist after the appearance of the spindle, but undergoes fragmentation, and is thrown out into the cytoplasm, where it undergoes degeneration. This process occurs in each successive somatic division, a nucleolus arising de novo, in each of the daughter nuclei resulting from each division.

[1] STUHLMANN ('86) has studied the oögenesis of this species.

The nucleolus of the heterotype cell is not derived from that of the immediately preceding somatic cell, but arises anew in the earliest condition of the heterotype stage.

The nucleolus of the spermatid appears to be differentiated directly from the chromatin of the reconstructed daughter nucleus immediately after the homotype division, and the most feasible explanation of the process which follows is, that it is carried out to get rid of a portion of the chromatin in the spermatid."

Frequent reference will be made to these two publications. MOORE, again, in connection with ARNOLD ('06) describes the chromosomes of the first spermatocyte division of *Periplaneta* as presenting little variation among themselves, as is the case according to their observations, in phylogenetically older types.'

STEVENS ('05), in a discussion of the odd chromosome in a number of forms, gives a condensed account of the spermatogenesis of *Blatta germanica*. While her object is primarily to give the history of the odd chromosome, other points are touched upon, which will be spoken of later in the present paper.

Finally, WASSILIEFF ('07) reviews the previous work on *Blatta* and contributes additional details, especially concerning the mitochondria and allied structures. The relation of the observations and conclusions of the writer to those of the authors mentioned in this review of literature, will be covered in the section dealing with the discussion of results (section "Comparisons").

Material and Methods.

The writer began the work with the same species, *Periplaneta americana*, which was used by MOORE and ROBINSON. It was found desirable, however, to compare allied species with *Periplaneta* in order to elucidate certain other points which could not be made clear except in the light of comparisons.

Stylopyga orientalis, *Blatta germanica* and *Periplaneta americana* are all common household beests and all are nearly cosmopolitan. *Leucophœa maderiæ*, as the name implies, is a native of Maderia, but vessels have distributed it to all parts of the world. In our larger cities, in Bermuda, the Antilles and surrounding islands, it is common near the shipping centers. Owing to the fact that the insects breed throughout the year, material is available at all times and there is no difficulty in obtaining complete series of stages from the earliest

spermatogonia or oögonia to the spermatozoa or mature eggs. As a rule, a single testis will give such a continuous history, one follicle containing cells in a given stage, while adjoining follicles contain earlier or later ones and indeed, in some cases, within a given cyst, one may find cells giving a continuous history over the greater part of one of the spermatocyte stages. Such cases render the interpretation of the sequence of events certain.

The testes[1] were dissected out in RINGER's solution and transferred at once to the fixing agent. These fixatives are as follows, arranged in order of importance in the opinion of the writer: FLEMMING's stronger fluid, BOUIN's fluid, TELLYESNICZKY's fluid, HERMANN's fluid, GILSON's fluid, sublimat-acetic and corrosive sublimat ($HgCl_2$). The best results in general were obtained from FLEMMING preparations. Before AUERBACH's ('96, p. 414) valuable stain, it is necessary to use a fixative containing $HgCl_2$, the most satisfactory of which has proven to be the solution of GILSON. Some of the very best preparations were obtained from TELLYESNICZKY's fluid.

The following stains were employed; HEIDENHAIN's iron-hematoxylin, used alone or counterstained with congo red, eosin, acid fuchsin, alum carmin, or Orange G. ZWAARDEMAKER's safranin, used alone or counterstained with Lichtgrün. AUERBACH's modification of the EHRLICH-BIONDI stain. Thionin. FLEMMING's Triple Method. GROSS's alum-carmin Bleu de Lyon method. DELAFIELD's hematoxylin, with counterstains of congo red or eosin. For the preparation of smears, Bismarck Brown was used regressively.

The smears were made by pricking the cyst and allowing the contents to flow out evenly on the slide where they were permitted to dry, after which they were stained. Living cells were examined as WILSON has done by opening a cyst into a drop of RINGER's solution and studying the cells with oil immersion without staining.

AUERBACH's method has been found most useful as[2] a differential stain for chromatin and plastin structures. It is true that the stain never gives sharp outlines to the cell elements and that one may so time the exposure of the tissue to the stain as to obtain all of the cell components colored with the fuchsin or all stained with the methyl green, in which case, of course, no distinction between

---

[1] For the anatomy of the sex organs of *Periplaneta*, one may refer to MIALL and DENNY ('86).

[2] See HEIDENHAIN '07.

linin and chromatin can be made. However, with care, it is possible to obtain fairly consistent results. None of the other stains was found serviceable to identify the plasmosome, for that body absorbs the chromatin dye so readily that the counterstain, ordinarily demonstrating plastin structures, will not displace the earlier stain. Thionin is useful as affording means of distinguishing the plasmosome from the chromosome nucleolus of the earlier stages of the first spermatocyte. In other stages, however, it fails to act in this way. Gross's method is applicable in some instances, but not in others. The same may be said of the safranin — Lichtgrün combination, while Delafield's hematoxylin and Heidenhain's iron-alum method have not been of any value for differentiation inasmuch as the plasmosome stains intensely in the logwood dyes and will not receive the counterstain afterwards.

Observations.

The observations of the writer will be given in the following section and in a later portion of the paper, comparisons will be made with the works of others. *Periplaneta americana* has been made the basis of the study, the three other species serving as comparisons. Consequently, in the descriptions to be given, the spermatogenesis of *Periplaneta* will be given in detail and in the account of the three remaining species, *Leucophæa*, *Stylopyga* and *Blatta*, only the points of special interest will be touched upon. The ordinary chromosomes will be considered first in each case, the odd chromosome next and finally the history of the plasmosome of each mitosis will be traced.

Periplaneta americana (L.).

1. The spermatogonia and oögonia.

a) The chromosomes of the male. Spermatogonia occur in at least two series in the testis of this species. The earlier ones have larger chromosomes (fig. 1) than the later series (fig. 4) and the nucleus as a whole is larger in the former. It has been a difficult matter to determine, accurately, the number of chromosomes owing to their crowded condition in the metaphase plate. However, in six cases, where the chromosomes were separated from one another, the writer has found, clearly, thirty three. Of these cases, four belonged to the primary or early series, while the rest were secondary or later

ones, so that the number is the same in both cases. A greater number of chromosomes than thirty three has never been counted. In the group shown in figure 1, the clearness of the count is not as evident as in the specimen itself, owing to the projection by the camera-lucida of the chromosomes upon one another, in some cases, whereas in the specimen, these bodies lie at different planes and they may be readily dissociated by alteration of focus. The characteristic shape of the metaphase chromosomes is that of a slightly constricted dumb-bell. There is little variation in size and shape among them and they cannot be paired, two-by-two as is possible in other material.

In the interkinesis between the two series of spermatogonia, a conspicuous chromatin-nucleolus occurs, embedded in an achromatic mass in the resting cells (figs. 2 and 3). At times, this nucleolus is regularly spherical (figs. 2) or dumb-bell in shape (fig. 3) with a distinct cleft or split dividing it into two portions. In other cells, the body is irregular and the moieties are unequal. Its origin and fate have not been determined.

b) The chromosomes of the female. The difficulty of counting the chromosomes in the metaphase plate is increased in the female cells by the "V" shape assumed by the chromosomes (fig. 5). Only three cells have been found which permit counts with any degree of accuracy. The clearest of these is represented in figure 5. Here, again, alterations of the focus serve to separate the chromosomes which apparently lie so closely together that they are not to be distinguished. Some of the chromosomes are turned vertically, so that they resemble rods and not "V's".

Thirty four chromosomes occur in each of the cells mentioned. One of these cells is an oögonium, but the rest are ovarian follicle cells. The writer feels that the clearness of the three cases sufficiently offsets the meagerness in number, so that he may safely say that there is one chromosome fewer in the spermatogonia than in the oögonia and follicle cells of the ovary.

c) The odd chromosome. The presence of an odd chromosome in the spermatogonia is assumed by the difference in the number of chromosomes in the male and female cells. The similarity in size and shape among the chromosomes precludes, however, the possibility of identifying the chromosome individually. Moreover, in the resting cells between the earlier and later stages of the spermatogonia, the odd chromosome is not in evidence. There is no reason to believe

that the chromatin nucleolus of these stages represents the odd chromosome. Therefore, there is no direct observational proof that an odd chromosome is present in the prespermatocyte stages, although the indirect evidence afforded by the fact that the spermatogonial chromosomes number one fewer than the oögonial warrants the conclusion that such is the case.

d) The plasmosome of the spermatogonia. In the telophase of the secondary spermatogonia (cf. fig. 6), a well formed plasmosome occurs either in the fibres of the mitotic figure, as in the case reproduced, or else in the cytoplasm. When the nuclear wall has been reformed in the daughter cells, this body is invariably excluded from the nucleus and remains in the cytoplasm (fig. 7) where it ultimately disintegrates. The plasmosome is carried as a whole into one of the daughter cells and has never been observed to divide. The relation of the plasmosome just described to that of the earlier stages is not clear. In differential stains, one may sometimes distinguish a plasmosome in the metaphase plate. The achromatic mass containing the chromatin nucleolus of the earlier stages has been spoken of already, but continuity between it and the plasmosome of the later series could not be established. Whatever its origin, the spermatogonial plasmosome is not continuous with that of the earlier spermatocyte stages (figs. 7 and 8).

2. The early growth period.

a) The ordinary chromosomes. After the nuclear wall of the telophase of the last series of spermatogonia has been formed, the chromosomes begin to lose their compact form and gradually to contract into long delicate threads scattered throughout the nucleus (fig. 7). Apparently these threads are composed of a single series of granules and this stage presents no evidence of a longitudinal split. The threads now become even more delicate (fig. 8) and become compacted (fig. 9) into a ball so that ultimately, the threads lie in a tightly massed condition (fig. 10). The dark appearance of the mass is not due to the increase in size of the threads nor to a capacity for deeper staining, but rather to their compactness.

Now a polarization of the threads sets in, in the course of which, they are thrown into loops (fig. 11), converging towards the centrosomes. This is the so-called "synizesis" stage which is well marked in this species for the chromatin mass pulls away from the a-polar

part of the nucleus leaving a clear space, free from chromatin, at the looped portion of the threads and between them and the nuclear wall. At first the threads are crinkled as they emerge from their tightly compacted condition, but they soon become straight, so that in an optical section (fig. 12), each loop cuts the plane of observation twice, once for each arm of the loop. In such an optical section, approximately sixty points of intersection may be counted as an average. It is quite impossible to determine the number exactly owing to the attenuated condition of the threads and to their number. All the threads at this stage are nearly of equal thickness. For a time, they increase somewhat in staining power (fig. 13) although there is little alteration in thickness.

We shall pause in the discussion of the ordinary chromosomes until we bring the odd chromosome and plasmosome up to this point.

b) The odd chromosome. As the chromosomes of the telophase of the spermatogonia fade and are resolved into threads, one of their number does not participate in the thread formation nor in loss of staining capacity (fig. 7) except to a slight extent, but persists to form the chromosome-nucleolus of this and later stages. For a time (fig. 8), it retains its spherical shape, although it may become somewhat irregular in outline. Soon, however (fig. 9), it assumes a pear shape, the pointed end becoming apparently continuous with one of the threads. In figure 10, it is seen endwise. At the advent of the polarization stage (fig. 11) it becomes oriented so that its pointed end lies towards the pole while the body as a whole lies near the pole end of the nucleus. The chromosome-nucleolus never lies within the mass of threads, but invariably on their periphery, applied closely to the nuclear wall. A longitudinal split now becomes evident (fig. 11) in the body, which clearly divides it into two equal moieties when seen from the blunter end (fig. 12). It participates in the increase of staining power shown by the threads (fig. 13). During these later stages, it may sometimes become somewhat irregular in outline (fig. 14), although it always retains its characteristic pear shape.

c) The plasmosome. The plasmosome appears at the same time as the chromosome-nucleolus and closely associated with it (fig. 7). It is small at first, conspicuously smaller than the plasmosome of the spermatogonial stages, which frequently persists up to this time (fig. 7), lying in the cytoplasm. During the contraction stage (figs. 9 and 10), it seems to be closely applied to the chromosome-nucleolus

and inasmuch as it stains with the same degree of intensity as that body, it is indistinguishable from it. However, it is later clearly marked off from the chromosome-nucleolus (fig. 11) as the polarization stages are entered. As a rule, it is regular in outline, but sometimes it appears roughened (fig. 14). Throughout the remainder of the primary spermatocyte stages, it maintains its position near the chromosome-nucleolus.

We shall now return to the point where the history of the ordinary chromosomes was left and trace their development through the ensuing stages up to the formation of the metaphase figures.

3. The synapsis stages.

a) The ordinary chromosomes. A decided change in the appearance of the loops becomes evident in that some of the threads show a thickening which begins at the looped or anti-polar portion (fig. 14) and proceeds polewad, ultimately affecting all parts of the loops. At first only a few loops exhibit this sudden thickening (fig. 16) as may readily be seen in optical sections (fig. 15). During this process, such an optical section shows clearly that there is at the same time a reduction in number of the threads (compare fig. 15 with fig. 12). When, finally, the thickening has extended to all of the loops (fig. 17), an optical section (fig. 18) shows that the number of loops is sixteen — a fact which, under favorable conditions, it is possible to determine in lateral view. In optical sections, such as the one given in figure 18, the points where the arms of the loops intersect the optical plane are so definite that one may count them with certainty. Some of the points appear dumb-bell in shape, thus leading to the assumption that the treads are longitudinally doubled. Such a longitudinal doubling is more evident at a little later stage (fig. 19). The writer has attempted to observe a side-by-side conjugation of the threads of the earlier stages to form the thickened loops of the later series, but in this he was not successful. The writer believes, however, that such an interpretation of the behavior of the ordinary chromosomes during these stages is warranted by the evidence of reduction in the number of threads accompanying the thickening and that the process is one of parasynapsis. A further treatment of the evidence for this conclusion will be given in a later section of the paper.

b) The odd chromosome. During the synaptic stages, the chromosome-nucleolus remains on the outer border of the loops, with its

pointed end directed poleward (fig. 14, 16 and 17). The attenuated thread which may be seen running from its pointed end towards the pole (fig. 16) does not participate in the thickening affecting the other chromatin elements (fig. 19) and the chromosome itself is not affected in any manner. Its size remains the same throughout the synaptic period.

c) The plasmosome. A slight displacement of the plasmosome from its position near the chromosome-nucleolus seems to take place in some of the cells (fig. 16), but this is not characteristic, for it retains, typically, its attachment to that body. Owing to the size of the threads in the later stages, the plasmosome sometimes is not distinguishable (fig. 19), but there is no reason to believe that it has been lost, for it is seen in a later stage where the chromatin elements of the nucleus are more separated (fig. 22). Differential stains render it evident that we are dealing here wih a plastin body and not a chromatic one.

4. The later growth period and th formation of the prophase figures

a) The ordinary chromosomes. For a time (fig. 19), the loops remain polarized as they have throgh the synaptic stages, but there comes a time when this polarizatioı is lost (fig. 20) and the chromosomes become distributed through the nucleus in a promiscuous manner. They lie, as a rule, closely applied to the nuclear wall. The longitudinal split is still in eidence, but in the following stage, it is lost to view (fig. 21). This stge when the polarization disappears must be of some duration, for the greater number of testes show many cysts with cells in these stages. A second polarization, however, now occurs (fig. 21), the chromosomes bearing the same relation to the centrosomes as before. Now one of the centrosomes begins to migrate around the nucleus (fig. 22) and some of the chromosomes accompany it so that when this body reaches the side of the cell opposite its original position near its fellow (fig. 23), the nucleus presents a bipolar arrangement, some of the chromosomes in the form of loops being attached to one pole and the remainder to the other. The longitudinal split, which became indistinguishable for a time is now again in evidence although there is no means of determining whether it is the same as the original one or different, which has arisen after the two portions of the earlier body have completely

fused. Whatever its nature, it is the line of separation of the chromosomes of the primary spermatocyte metaphase.

The bipolar arrangement is of short duration, judging by the scarcity of such stages in the material examined and gives place to the stage represented in figure 24, where the chromosomes lose their attachment to the poles and become distributed throughout the nucleus as short rods (fig. 25). The chromosomes are constantly shortening and becoming capable of deeper staining through these phases. The longitudinal split is seen throughout. The spindle now becomes evident (fig. 26) with its fibres attached to the chromosomes in such a way that they approach the equator of the cell as rods, longitudinally split and of slight curvature.

These stages may be observed in a single section of one cyst and therefore it is probable that they are rapidly passed through. The continuity is also assured by the fact that the cells lie close together in a single cyst. The spindle fibres do not become evident until a comparatively late stage (fig. 26) so that it is impossible to orient, definitely, such a cell as is shown in figure 25, for the centrosomes are indistinguishable from certain mitochondrial bodies which lie around the nuclear membrane during these stages. The chromosomes are now ready to enter the metaphase, but a description of this process will be deferred until the behavior of the odd chromosome and plasmosome has been given.

b) The odd chromosome. The peculiar pear shape of the odd chromosome, so characteristic throughout the earlier stages is retained through all of the phases just described for the ordinary chromosomes (figs. 19, 20, 22, 23, 24, 25 and 26). It retains also its longitudinal split. Inasmuch as it is impossible to determine which centrosome is migrating in such stages, as are represented in figures 22 and 23, it is not possible to discover whether the odd chromosome migrates or whether it invariably remains attached to the stationary pole. When the chromosomes begin to move away from their respective poles (fig. 24), the attenuated end extending out in a thread is lost to view and the odd chromosome becomes apparently free from any attachment to the other chromatin elements (fig. 25). When the chromosomes arrange themselves in the equatorial plate, the odd chromosome lies invariably in the outer series of spindle fibres (fig. 27). It is easily distinguished from the ordinary chromosomes throughout these stages and it may be found in at least some of the cells of a given stage. It is not represented in figure 21, for it lies beneath

the thick threads and if shown, would render the picture confused. Care has been taken to determine whether the odd chromosome ever becomes temporarily drawn out into the form of the typical ordinary chromosome of these stages and the writer is certain that such is never the case, the pear shape being evident throughout.

c) The plasmosome. Owing to the thick chromosomes, the plasmosome, which does not stain as densely as the chromosomes is distinguishable only with difficulty in ordinary stains, during these stages. However, in AUERBACH preparations, it may be readily located. Characteristically, it maintains, as usual in the early stages, a position close to the odd chromosome. It is shown thus in figures 22 and 23. When the chromosomes leave the poles, the plasmosome is to be seen lying at the edge of the nuclear wall and when this breaks down, at the appearance of the spindle (fig. 25), it lies in the mitochondrial mass in the outer series of fibres or out in the cytoplasm (fig. 28). At no time could one confuse the plasmosome and chromosome-nucleolus, or the odd chromosome, during these stages. Moreover, it may be traced throughout as a homogeneous body, of characteristic appearance. It frequently shows a vacuole within it and by this means, especially in safranin preparations, it may readily be distinguished.

5. The metaphase, anaphase and telophase of the first division.

a) The ordinary chromosomes. The chromosomes come to lie in the equator of the cell with their longitudinal axes in that plane. Some of the bodies precociously arrange themselves for division (fig. 27) while others lag behind. For this reason, one cell may present an almost complete history of the division of the chromosomes (fig. 30). The attachment of the spindle fibres to the chromosomes may be in the middle (text-figure III, *d* and fig. 29), thus pulling the daughter chromosomes apart symmetrically (text-figure III, *e*), to form a ring (fig. 30); or the attachment may be nearer one end of the chromosome than the other (text-figure III, *g* and fig. 27) (submedian or sub-terminal attachment), so that the daughter chromosomes are pulled out at first into a bracket-like figure (text-figure III, *h*), the bodies remaining applied to each other at one end, while they become completely separated at the other (fig. 30, the second chromosome from the right). Those portions of the chromosomes which have not pulled apart from one another may be termed "lugs"; and

in the rings which result from median attachment, these lugs appear for a time as projections in the plane of the cell's equator. Finally when the daughter chromosomes have pulled out completely from one another (fig. 31), the lugs are lost.

It will be seen that the rings lie vertically in the cell and tangentially to the spindle (fig. 30). Before the two daughter chromosomes break away completely from one another (text-figure III, *f*), they remain in contact at their ends while the ring continues to draw out, so that the result is the closing up of the interior of the ring (fig. 31) until, ultimately, there appears a very narrow space running longitudinally through the daughter chromosome (fig. 32). It is to be remembered that this space is not a true longitudinal split, but simply the area between the arms of the V-shaped chromosomes. A true longitudinal split does, however, appear under favorable conditions in these chromosomes, running parallel with the cleft just described (text-figure III, *f*) and more conspicuously in those chromosomes which have been pulled out from subterminal attachment. This split is the line along which the chromosomes of the second spermatocyte division will divide and it becomes more evident during the prophase stages of that division.

Figure 33 represents an optical section through the anaphase (fig. 32) of the primary spermatocyte. Seventeen bodies may be counted. Sixteen of these lying centrally, are the ordinary chromosomes. In the telophase, they become massed together (fig. 34) and it is impossible to distinguish them as separate chromosomes. Conspicuous interzonal fibres extend for a time from one nucleus to that of the other daughter cell (fig. 34). — We shall now return to the odd chromosome.

b) The odd chromosome during the first mitosis. The odd chromosome may be traced through the primary spermatocyte divison stages as a homogeneous, pear shaped body, conspicuously placed at the periphery of the spindle and readily distinguishable from the ordinary chromosomes (figs. 25 to 34). In nearly all cases it advances towards one pole before any of the other chromosomes (fig. 27). There is no constancy with respect to which end is directed towards the pole (figs. 28 and 32). The longitudinal split is conspicuous at all times. In an optical section, such as is given in figure 33, one may, by focusing, assure himself of the presence of the odd chromosome, sixteen of the bodies being clearly seen to be composed of two portions in vertical direction while a seventeenth chromosome (lying in

the upper left hand portion of the plate in figure 33) is a single compact body. In order to distinguish this body from the plasmosome, counts were made in AUERBACH preparations, where the plasmosome could be readily distinguished from the other nuclear components, but it may also nearly always be seen in the iron alum sections and easily recognized. For a time during the late anaphase and telophase the odd chromosome may be seen occupying a position on one side of the mass of ordinary chromosomes (fig. 34) in one of the daughter cells. During the late telophase (fig. 35), it retains its staining power and lies as a well marked chromosome in one of the daughter nuclei. There is, then, no time during the first mitosis that the odd chromosome is lost to view or where it may be confused with another body. There is, moreover, no chance of its being extruded from the nucleus, as MOORE and ROBINSON ('04) describe. On the other hand, it persists through the following spermatocyte division as a true chromosome, maintaining its integrity as a characteristic cell component.

c) The plasmosome. Throughout the metaphase and anaphase of the primary spermatocyte, the plasmosome lies at the edge of the spindle or a little way out in the cytoplasm (figs. 25, 28, 34). It gradually stains less and less deeply, although the intensity of the stain varies with the dye used. The central vacuole is a ready mark by which it may be distinguished (fig. 34). The plasmosome may fragment during anaphase, the portions being distributed to the daughter cells (fig. 34). At other times, it remains as a single body, fragmentation occurring in the early secondary spermatocytes. It has not been observed to enter the nucleus of the telophase of the first division, when the nuclear wall has been formed, but lies invariably out in the cytoplasm. During the stages represented in figures 29 to 32, it is difficult to make it out in iron alum preparations, but after the AUERBACH stain, it is easily traced. There is, therefore, no chance of confusing the plasmosome with any of the chromosomes during this mitosis.

6. The second spermatocyte division.

a) The ordinary chromosomes. Cysts are frequently met with in which one may find a complete series of stages through the second spermatocyte division, beginning with the telophase of the primary spermatocyte and ending with the metaphase of the second division. Consequently, there is no question as to the sequence of events. In

the earliest prophase (fig. 36), the ordinary chromosomes appear in the form of delicate threads ramifying through the nucleus. These threads gradually thicken (fig. 37) and the ends of the threads become marked by conspicuous knobs which, even in the earlier condition, may be seen to be double. The threads themselves do not appear to be double during the earlier stages but soon this condition is apparent as the bodies shorten and thicken (fig. 38). It will be seen here that the space between the knobs is continuous with that running longitudinally through the whole chromosome. Shortening and thickening continues (fig. 39) and the chromatin bodies become similar in appearance to the chromosomes of the metaphase plate. The knobs are still conspicuous, but the body of each chromosome has become so short that the knobs at either end of the chromosome are almost in apposition (fig. 39), giving a quadripartite appearance to the chromosomes. The centrosomes divide about this time (fig. 39; the centrosomes lie, of course, outside of the nuclear membrane, but they have been projected here and appear to be inside of the nucleus; figure 48 shows their true position). It is difficult to distinguish, during these stages the longitudinal division of the chromosomes, but when they are oriented on the spindle (fig. 41) the split becomes more evident. As the chromosomes enter the metaphase plate (fig. 41), a change in their appearance occurs, the quadripartite appearance gives way to a dumb-bell form, the contraction of the bell representing the position of the split separating the daughter chromosomes. This dumb-bell shape arises by the knobs of the daughter chromosomes becoming very closely applied to one another. Sometimes the space between them can be seen, but it is faint and elusive. The chromosomes arrange themselves regularly in the metaphase plate (fig. 43) and divide synchronously (fig. 44), thus differing conspicuously from the corresponding stage of the first spermatocyte division. In the telophase, they soon break down into a network (fig. 45) and become indistinguishable as separate chromosomes. The number of chromosomes in the second division will be spoken of under the odd chromosome.

b) The odd chromosome. In the early prophase of the second division (fig. 36), a conspicuous chromosome-nucleolus is present in which a longitudinal split is faintly visible even in the earliest stages, immediately after the telophase of the preceding division. The characteristic pear shape of the earlier stages is also shown at this time. Its staining capacity increases about the time the threads, re-

presenting the ordinary chromosomes begin to thicken (fig. 37) and for a time it is the most conspicuous structure in the nucleus. Its history from now on until the end of the mitosis is not as clear as heretofore, owing to the fact that all of the chromosomes now assume the same form and the writer has been unable to recognize it after such a stage as is shown in figure 39. It unquestionably participates in the quadripartite appearance of the ordinary chromosomes for all of the chromosomes of this stage are of this shape. In the metaphase (figs. 40, 41 and 43), all of the chromosomes are alike dumb-bell shaped. Counts of the chromosomes lying in the metaphase plate may be made with the greatest case, for the chromosomes seldom touch each other (fig. 42). Some cells show sixteen (fig. 42 *r*) while others show seventeen (fig. 42 *l*), the former evidently being those in which the odd chromosome is absent, the latter those in which it is present. Theoretically, cells containing sixteen and those containing seventeen should occur in equal numbers. The writer has counted the chromosomes in one hundred cells in metaphase of the second division, taken at random and of these, fifty-four presented sixteen chromosomes and the other forty-six showed seventeen.

Figure 45 shows two sister cells in telophase which exhibit no chromosome-nucleolus, while such a body is present in both of the sister nuclei shown in figure 46. Observations were made on AUERBACH material with positive results to make sure that these are chromatin bodies and not plastin structures and this is clearly evident in such material. Cells containing such a body and those without it occur in approximately equal numbers in the cysts. The fate of the odd chromosome will be traced after a brief consideration of the plasmosome.

c) The plasmosome. The plasmosome is not to be seen in the cells of the secondary spermatocyte previous to the anaphase (fig. 44) where it lies at the edge of the spindle. It stains faintly during these stages, increasing in intensity of coloring as time goes on. During the telophase (figs. 45 and 46) it is much more conspicuous, showing a vacuole within it. As in other mitoses, it is never seen within the nucleus when the nuclear wall has been formed in the telophase, but always lies out in the cytoplasm. It does not fragment until a much later stage, as will be described. The origin of the plasmosome of this division cannot be given, but its fate is readily seen.

7. The spermatid and the spermatozoön.

The writer has not attempted to investigate the various structures, such as the nebenkern, the acrosome, the mitochondria and the axial filament of the spermatid and spermatozoa, but rather to confine himself to the history of the odd chromosome and the plasmosome during these stages. It will be necessary, however, to dwell upon these former points to some extent to describe the behavior of the nuclear components.

When the axial filament of the "tail" of the spermatid begins to grow out (fig. 47) and the nucleus is located excentrically in the cell, the odd chromosome is still to be seen as a very deeply staining body in the center of the nucleus in the midst of the threads representing the ordinary chromosomes. At the same time, the plasmosome may be seen lying outside of the nuclear wall. There is, generally, a smaller deeply staining body lying near the plasmosome which gives one the impression that the latter is disintegrating. This, however, is not the case, for the plasmosome separates from this body, still retaining its original size. At a later stage, the plasmosome may be seen to have moved distally (fig. 48) away from the nucleus. This cell (fig. 48) shows no odd chromosome. A still later stage of the spermatid is represented in figure 49 where the odd chromosome may be readily seen within the nucleus, while the plasmosome lies farther away from the nucleus than before. The envelop of the axial filament of the spermatid is forming and the plasmosome lies on its outer border. The formation of these structures, however, does not take place invariably at the same time with respect to the migration of the plasmosome, as will be seen in figure 50. Here the plasmosome lies away from the axial filament at the edge of the cytoplasm. The odd chromosome is still visible, although the nucleus has become much more compact and darker, rendering a clear discrimination of the structures within it more and more difficult. The condensation of the nucleus continues (fig. 51) and the maximum depth of staining is assumed by it. Now the nuclear structures begin to fade so that they may be distinguished only with difficulty in the following stage (fig. 52). In the meantime, the plasmosome has migrated down through the cytoplasm until it has reached the middle of the "tail" where it lies in a small collection of cytoplasm. Finally, in the fully formed spermatozoön (fig. 53), it may be seen for a time lying in this position and when at last the collection of

cytoplasm in which it lies is sloughed off, it is carried away in this mass and may be seen lying in the collection of spermatozoa and sloughed off cytoplasmic masses in the interior of the cyst (fig. 54). The cytoplasmic masses flow together to some extent and therefore, the appearance is given of a single mass of cytoplasm containing a number of plasmosomes. That the body called "plasmosome" here is of plastin nature, is readily seen in AUERBACH preparations, being contrasted clearly with the green "heads" of the mature spermatozoön.

It will be seen that the plasmosome cannot be confused with the odd chromosome or with any of the nuclear components of these stages. The writer has frequently observed a plastin body in the "heads" of the spermatids (i. e., within the nuclear wall, but in such cases, the odd chromosome could be made out at the same time. This plastin body is probably the plasmosome of the re-formed nucleus and is doubtless comparable to that which is seen in the prophase of the other divisions. It is to be remembered that the plasmosome, whose fate we have described in the spermatozoön, is that of the mother nucleus, which has given rise, by mitosis, to the nucleus of the spermatid and spermatozoön.

We have now completed our survey of the spermatogenesis of *Periplaneta americana.* We have found that a difference exists in the spermatogonial and oögonial chromosome numbers the former being one less than the latter. One chromosome maintains characteristic peculiarities throughout the maturation-period which permit it to be individually recognized at every period save in the metaphase and anaphase of the second spermatocyte division although even here, its presence is made evident by a difference in the number of chromosomes among the cells of this stage. We have traced the body into the spermatid and early spermatozoön, where it fades from view, along with the other chromatin structures of the nucleus. Throughout the various stages from the spermatogonia to the fully formed spermatozoön, it is therefore a constant nuclear component.

At each mitosis, a plastin body, which sometimes assumes the shape and staining capacity of a chromosome in the ordinary stains used, arises de novo and at the end of each mitosis, it is invariably cast out into the cytoplasm where it disintegrates and disappears. We have seen that this body may easily be differentiated from the chromatin elements by the use of differential stains, notably the stain devised by AUERBACH.

The results of this study lead the writer to the following interpretations of the behavior of the ordinary chromosomes; Parasynapsis of the chromosomes takes place in the synizesis or looped condition of the chromosomes of the primary spermatocyte. There is an apparent fusion of the conjugants which renders the later history somewhat uncertain; but at any rate, each of the spermatocyte mitoses involves a longitudinal division of the chromosomes, with the exception of the odd chromosome which goes to one pole undivided in the primary spermatocyte, but divides in the second. The writer is unable to determine whether any reduction division is present or, if there be one, which division may be characterized as such.

We shall now briefly consider such points in the development of the sex cells of the other species as are of especial interest.

Leucophaea maderiae Brun. and Redtenb.

1. The spermatogonial and oögonial chromosome numbers.

Unlike the spermatogonial chromosomes of *Periplaneta*, those of *Leucophæa* have the form of "V's" or bent rods (fig. 55). The ovarian chromosomes are of the same shape (fig. 56). The counts were much less satisfactory than in the case of *Periplaneta* although the chromosomes and the whole nucleus are larger and there is a smaller number of chromosomes in *Leucophæa* than in *Periplaneta*. In three cases, where the chromosomes were sufficiently separated to be counted with accuracy, the spermatogonial number of twenty-three was determined (fig. 55). Two follicle cells of the ovary and one or two oögonia showed twenty-four chromosomes (fig. 56). There is considerable difference in size among the chromosomes of both series, but it has not been possible to compose them in pairs and thereby discover the odd chromosome.

2. The synaptic period.

The writer has been able to recognize the same thickening in the chromatin threads of the growth period in *Leucophæa* as was done in *Periplaneta* (figs. 57, 58 and 59). At first the threads are clearly undivided longitudinally (fig. 57), being very delicate strands of chromatin running through the cell promiscuously. No polarization seems to occur in this species, but later (fig. 58), some of the threads become decidedly thicker and are longitudinally doubled, while others

are still attenuated and delicate. For a time there is no trace of the longitudinal split (fig. 59) although it appears later. There is a reduction in the number of threads here, during these stages, as in *Periplaneta.*

During the synaptic stages, a chromosome-nucleolus is present (figs. 57, 58 and 59), which appears decidedly binary during the earlier phases, the moieties becoming nearly fused later (fig. 59). Undoubtely this is the same body which we have designated by a similar name in the corresponding stages of *Periplaneta.*

3. The secondary spermatocyte.

In the secondary spermatocytes, some metaphase plates contain eleven chromosomes (fig. 60) and others twelve (fig. 61). The material for the determination of this point is abundant and since the chromosomes lie well separated from one another (figs. 60 and 61), there is no chance for error. The plasmosome or plasmosomes (for unlike *Periplaneta*, there are frequently two or more of these bodies), may be readily distinguished in any of the stains used, whether differential or otherwise, so that there is no chance of counting them as chromosomes.

It is possible to follow the orientation of the chromosomes of the metaphase in this species more clearly than in *Periplaneta.* The process is represented in figure 62. The attachment of the spindle fibres is median in each case, so that the chromosomes are pulled out into bend rods or "V's" (see text-figure III, *i*).

We find, therefore, that the behavior of the cells in *Leucophaea* is similar to that shown in *Periplaneta.* The details of the various processes, however, differ more from those of *Periplaneta* than is the case with the other species to be spoken of and these latter are more closely related, phylogenetically, to *Periplaneta.*

Stylopyga orientalis (L.).

The principal interest attached to the spermatogenesis of this species is the relation maintained between the plasmosome and the odd chromosome. Even in the spermatogonia, a large plastin body occupies a conspicuous position in the metaphase plate, closely associated with a chromosome. As to whether the latter is the odd chromosome, could not be determined. During the growth period, the chromosome-nucleolus is accompanied by a plasmosome which at

times seems to occupy a position at the blunter end of that body exactly as in *Periplaneta*, but at other times, it seems to invest the odd chromosome. A conspicuous vacuole is present in the plasmosome, while the longitudinal split of the odd chromosome is often widened into a comparatively wide space. The split closes up as the metaphase is reached. In the spermatids, the odd chromosome may readily be seen and along with it is a plasmosome which has arisen de novo in the daugther cells of the second division. As in the case of *Periplaneta* there is no continuity between the plasmosome of one mitosis and that of the following one. The spermatogenesis of this species is similar to that of *Periplaneta* and still more so to that of *Blatta germanica*, about to be described[1]. The details of the various processes vary widely from those in *Leucophæa*.

Blatta germanica L.

The spermatogenesis of this species has been reported by Stevens ('05) and by Wassilieff ('07) and the reader is referred to these publications for an account of the behavior of the sex cells. The writer has been able to corroborate the account of Stevens in all particulars with the single exception of the "extra-nuclear" chromatin, figured in her plate V, figure 150. The writer has examined his material in several stains and is certain that there are no bodies in the cytoplasm of any stage which show chromatin characters. The stage in which Stevens finds this cytoplasmic chromatin is an early spermatid, where the plasmosome takes up a position similar in all respects to that body in the case of *Periplaneta* and as far as the observations of the writer go, there is no difference in the behavior of the plasmosome in these two species.

With the description of Wassilieff, there are certain points of difference. Thus, the history of the nucleoli of the spermatogonia as given by that observer does not coincide with the observations of the present writer.

Wassilieff's description of the nucleoli of the spermatogonia is as follows; "Sehr interessant ist der Bau des Nucleolus. Er besteht aus zwei Teilen: der eine Teil ist dunkler (wahrscheinlich chromatisch) und kugelförmig und der andre heller und halbkugelförmig. Diese zwei Teile sind durch einen dunklen Strang verbunden, welcher

[1] These two forms have until recently been referred to the same genus, *Blatta*.

von dem halbkugelförmigen Teil ausgeht und in dem kugelförmigen Teil mit einer kleinen Verdickung endet." He describes the fate of these bodies as follows; "Aus der Fig. 2 sehen wir, daß im Kern außer dem doppelten Nucleolus noch zwei halbkugelförmige Teile liegen. Wahrscheinlich haben sich diese zwei halbkugelförmigen Teile von dem kugelförmigen getrennt, welcher sie, wie es scheint, wieder bilden kann. Hier ist der kugelförmige Teil noch mit dem halbkugelförmigen Teil gebildet, welcher sich noch nicht differenziert und daher ein kompaktes Aussehen hat. Was mit diesen Hemisphären geschieht, ist mir nicht gelungen, mit Sicherheit auszumachen; ich denke aber, daß sie, indem sie in ganz kleine Teile zerfallen, aus dem Kern ins Protoplasma ausgeschieden werden. Mit Sicherheit kann man sagen, daß, zur Zeit der Chromosomenbildung, der Nucleolus seine Zusammensetzung aus zwei Teilen verliert und kompakt wird."

The present writer has been unable to find such behavior of the nucleoli in the spermatogonia of the species in question as Wassilieff describes. In Auerbach's stain, the preparations show two nucleoli, a chromatic and an achromatic one. These may be applied to one another, but no connecting strand, other than a very delicate one, much more attenuated than that shown in Wassilieff's drawings, is apparent. There seems to be no difference between the condition of the nucleoli here and in *Periplaneta*. The writer has been unable to find a disappearance of the achromatic nucleoli as described by Wassilieff, before the metaphase of the spermatogonial division.

Turning now to another point. Wassilieff finds organic connection between the odd chromosome (and in some cases the plasmosome also) and a collection of material lying in the cytoplasm applied closely to the nuclear wall. He identifies this material as mitochondria, corresponding to the "Cytomikrosomen" of la Valette. It appears, as he says, "bei der Eisenhämatoxylinfärbung nach der Fixierung mit Flemmingscher Lösung. Die anderen Farben, wie z. B. Magenta, Safranin u. a. färben diese Körnchen nicht."

The interaction between the nuclear bodies and the mass lying in the cytoplasm is described by Wassilieff thus; "Während bisher die beiden Nucleoli augenscheinlich ruhig bleiben, beginnen sie jetzt ihre Tätigkeit, und zwar der kleinere von den Nucleoli zuerst. Man sieht, daß von diesem kleineren Nucleolus aus sich ein dunkler Strang nach der Mitochondrialanhäufung zieht; man gewinnt den Eindruck,

als ob Teile des Nucleolus in das Protoplasma überwandern. Das Chromatin, das während dieser Stadien in fadenförmiger Gestalt auftritt, nimmt keinen ersichtlichen Anteil an diesem Vorgang. Auch der größere Nucleolus bleibt zunächst noch untätig und erscheint etwas vacuolisiert. Bald aber beteiligt er sich ebenfalls an dem Prozeß der Ausscheidung. Während der kleinere Nucleolus nach und nach aufgebraucht wird, und indem er sich der Mitochondrialanhäufung nähert, allmählich verschwindet, sendet der größere Nucleolus seinerseits einen Ausscheidungsfaden nach den Mitochondrien aus."

Now, whatever the character of the mass lying outside of the nucleus, called "mitochondria" by Wassilieff, there is no evidence whatsoever in the writer's material that there is a connection between the nuclear structures and such a mass. The Auerbach preparations of the writer show no trace of threads joining the odd chromosome and the plasmosome on the one hand and the mitochondrial mass on the other. Often delicate threads are seen running out towards the pole of the cell from the odd chromosome but these threads never leave the nucleus as may be determined by careful examination of crucial cases. Such threads are achromatic in every case examined by the writer and no chromatic bodies have been discovered bearing the relations that Wassilieff ascribes to the odd chromosome. Such phenomena as Wassilieff gives in his figures 25 to 31, do not appear in the sections prepared by the present writer.

Aside from the points mentioned, Wassilieff weakens his own theory of interaction between the nuclear elements and the mitochondrial mass when he describes (his figures 26, 27 and 31) a constantly increasing size of the plasmosome and of the odd chromosome. It is difficult to see how, if these two bodies are contributing to the formation of the mitochondria, why they should at the same time increase in bulk. The support which Wassilieff's observations give to Hertwig's theory of nuclear and cytoplasmic relation[1]) is therefore of questionable nature and his conclusion that "also erscheint Ausscheidung der chromatischen Substanz in Form von Mitochondrien als regulatorischer Vorgang zur Erhaltung der normalen Kernplasmarelation" is not borne out by the observations of the present writer.

---

[1]) »Jede Zellteilung setzt eine Kernplasmaspannung voraus, d. h. ein Mißverhältnis, welches bei der Teilung ausgeglichen wird, indem die Substanzmasse des Mutterkerns auf die Masse der beiden Tochterkerne, also auf das Doppelte der ursprünglichen Masse heranwächst.«

Comparisons.

We shall now attempt to bring the present account into line with that of other workers on the *Orthoptera*. It will not be necessary to review extensively the literature on the spermatogenesis of this group, for this has been done recently quite exhaustively by Davis ('08), Robertson ('08) and Jordan ('08) while Wilson ('09) has summarized the knowledge of the idiochromosomes in all groups where such bodies have been found. The reader may refer to these papers for bibliographies.

a) The spermatogonial and oögonial chromosomes. While the spermatogonial number of chromosomes has been ascertained by several workers for different species, the somatic number has been determined for both sexes of the same species only in the following *Orthoptera*;

		♂	♀	
Blatta germanica	Blattidæ	23	24	Wassilieff ('07).
Aplopus mayeri	Phasmidæ	35	36	Jordan ('08).
Anisolabis maritima	Forficulidæ	24	24	Randolph ('08).
Hippiscus tuberculatus	Acrididæ	23	24	Davis ('08).

In all but one case, the idiochromosomes are unpaired or odd chromosomes, the exception being the earwig, where an even number of chromosomes occurs in the spermatogonia (Randolph '08, for *Anisolabis maritima* and Zweiger '06, for *Forficula auricularia*), while in one case, at least (Randolph '08), the oögonial number is the same as the spermatogonial.

Moore and Robinson ('04) state that "the number of chromosomes in the premaiotic division in *P. americana* is thirty-two, but at this stage[1]) thirty-three chromatic bodies may be counted within the nuclear membrane." Farmer and Moore ('04) find that the number "appears generally to be thirty-two; many figures have been encountered in which the number appears more or less than this by one, two or even more." The present writer does not find a varying number of chromosomes in his material, except when the cells have been disarranged by the knife, in which case, the number of chromosomes may be less than thirty three, but never greater. The

[1]) Spermatogonial.

difficulty of finding cells where the chromosomes are sufficiently separated from one another to warrant conclusions as to their number has been spoken of earlier in the paper, but the statement just made concerning the invariability of the chromosome number in the spermatogonia refers to cases where the counts are possible within a reasonable degree of certainty.

Turning now to another point concerning the question of the odd chromosome of the spermatogonia, we find various accounts given by workers on different species of *Orthoptera*. JORDAN ('08) states that "the accessory chromosome first appears as a definite characteristic nuclear structure in the resting stage of the first order of secondary spermatogonia." In the earlier series, he finds no such body. His description is similar to that of STEVENS ('05) who identifies the chromatin nucleolus of the spermatogonia as the "element x" or odd chromosome, as MONTGOMERY ('01) did in his earlier papers. SUTTON ('02), DAVIS ('08) and ROBERTSON ('08) find the odd chromosome occupying a distinct cyst in the nucleus of the resting stage between the earlier and later series of spermatogonia. There is no such condition in the species studied by the present writer and it is doubtful that the chromatin nucleolus of these stages in *Periplaneta* is the odd chromosome, for exactly similar conditions exist in the oögonial prophases and the corresponding stages of the ovarian follicle cells. In this species, the odd chromosome appears for the first time in the very early growth period, immediately after the breaking down of the chromosomes of the telophase of the last series of spermatogonia.

b) The synizesis stage. There has been much discussion as to whether synizesis is an artifact or not and a decided stand has been taken by MC CLUNG ('02), SCHAFFNER ('07), GUIGNARD ('99), JANSSENS ('05), MIYAKE ('05), DAVIS ('08) and others against the view that it is a constant or normal phenomenon in the spermatogenesis. MIYAKE described a similar appearance for the chromatin of certain stages of the development of the central cell of *Picea*, but as B. M. DAVIS ('05) remarks, this probably has no fundamental relation to nuclear activity. DAVIS ('99) himself made a series of experiments on *Anthoceros* with a number of fixing fluids but invariably synizesis occurred at the same time in the development of the spore and at no other time. H. S. DAVIS ('08) concludes that synizesis is an artifact, for he finds no such condition of the chromatin in those cells lying near the wall of the follicle where the fixing fluid operates first. The

writer cannot corroborate this statement as far as his material is concerned. On the contrary, throughout the cyst in which the cells are presenting the synapsis stage, all of the cells, without exception, show a decided contraction of the threads along with the polarization. Living cells have been examined, as described earlier in the paper and in them one may readily see the same phenomenon exhibited. Moreover, smear preparations which have not been passed through any fixing solution, but were permitted to dry and later were stained in Bismarck Brown show the same condition. Miss. SARGANT ('97), OVERTON ('05) and WILSON ('09) have seen synizesis in living cells.

Aside from these considerations, the writer has determined that the polarization of the chromatin threads during the growth period bears a constant relation to the centrosomes. When the chromosome which migrates around the periphery of the nucleus begins to leave its fellow, it is followed by a number of the chromatin loops. This leads to the conclusion that it is some interaction between these bodies and the centrosomes which give rise to the phenomena. The evidence seems to be sufficient to prove conclusively that synizesis is a normal process of the cell.

c) Synapsis and reduction. As described earlier in the present paper, the writer believes that his observations warrant the conclusion that a side-by-side conjugation of the chromatin threads occurs during the synizesis stage. Such a process has been described for only one insect (OTTE '06), although it has been found by other workers on different forms (see DAVIS '08 for list). The clearest case is that of *Tomopteris* as described by the SCHREINER's ('06) although recently severe criticism has been urged against the conclusions of these workers by GOLDSCHMIDT ('08 b), FICK ('08) and MEVES ('08). Inasmuch as there are many points of similarity between the SCHREINER's description and that of the present writer, the criticism of these men weigh likewise against the present case.

FICK ('07) holds that there is no conjugation of ready formed chromatin threads as the SCHREINERS describe, but that conjugation takes place while the chromatin is in the form of diffuse granules which become marshalled into place to form the chromosomes of later periods. This is the "Maneuverhypothesis" of FICK. He believes that the process observed by the SCHREINER's is one of longitudinal splitting and BOUIN sees an actual doubling of the nuclear material during synapsis. FICK urges the significance of the

statement of the SCHREINER's that sometimes more than two threads are involved in conjugation which, if true, would throw doubt upon their general interpretation. The criticism of MEVES and GOLDSCHMIDT are similar to those of FICK and in addition, MEVES finds the fibres emerging from synapsis too thick to represent simply two of the threads of the earlier phases, joined together longitudinally, while GOLDSCHMIDT adds that parthenogenetic eggs present the phenomenon of synizesis. In a recent paper, ('08 a) he describes the oöcyte synaptic stages of *Distomum*, where he finds no synapsis. the doubled condition of the chromosomes being due to splitting in the sense of FLEMMING ('80). In these cases, a complete fusion is believed to occur, previous to the longitudinal splitting so that all individuality is lost. BONNEVIE ('07, '08), FARMER and MOORE ('04), ALLEN ('04), MIYAKE ('05) and CARDIFF ('06) agree in this conclusion. The present material seems to bear this out.

GRÉGOIRE ('04) has submitted two reasons for his belief in parasynapsis during the synizesis stage; 1, The more or less parallel arrangement of the presynaptic threads and 2, the sudden thickening of the synaptic threads. With respect to these arguments, HÄCKER ('07) answers that parallel arrangement is not invariable, while the thickening may just as easily be interpreted as a splitting, accompanied by growth, as in ordinary mitosis, while BONNEVIE describes essentially similar conditions in *Nereis, Enteroxenos* and other forms where the so-called "heterotypical" mitosis is virtually the same as in ordinary somatic division. H. S. DAVIS, too, fails to find evidence for parallel conjugation during synizesis and among his arguments he urges that the evidence from optical sections is not valid inasmuch as a single loop may cut the optical plane more than twice and that his estimations of the number of such loops show that there is a smaller number of chromosomes present during these stages than in the spermatogonial divisions. The observations of the present writer are opposed to those just given for there is no evidence of chromatin threads passing more than twice through a given plane and the number of such threads during the earlier stages is certainly much greater than in the later ones. In this respect, also, the writer must differ from those, such as FICK, BOUIN and others, who find an increase in the amount of nuclear material during these stages.

With respect to FICK's contention that there are no definite threads formed during the earlier growth stages, which are composed

of uniserial granules, the writer cannot agree. The chromatin is clearly aggregated into discrete threads, which assume definite forms and although very delicate, may yet be followed through the various stages.

In the mind of the writer, the criticism which have been urged against the conclusions of the SCHREINER's and others who believe parasynapsis to occur in ther material, are of less weight than the positive evidence for it. Moreover, in the writer's material, there is no evidence that synapsis occurs previous to synizesis, as STRASBURGER ('04), OVERTON ('05) and others have found in the "Gamozentra" or "Prochromosomes" of the plants which they have studied. There is no time, in the growth period of *Periplaneta*, when the chromatin occurs in the form of flocculent "prochromosomes".

There can be little question that SUTTON, MC CLUNG, H. S. DAVIS and others have correctly described telosynapsis for many of the Acrididæ and Locustidæ. SUTTON ('00) finds that the anaphase chromosomes of the last series of spermatogonia (see text-figure I, *a*) conjugate at their polar ends, as they approach the centrosomes, to form bivalent bodies. H. S. DAVIS ('08) adheres to this view for the forms studied by him. The subsequent history of the spermatocytes in these cases is in harmony with this mode of conjugation of the spermatogonial chromosomes.

d) The spermatocyte mitoses. Corresponding to the two methods of synapsis, telosynapsis and parasynapsis, the spermatocyte mitoses have been interpreted as involving on the one hand a longitudinal and a cross division and on the other, two longitudinal divisions. SUTTON[1]) has described the process as exhibited in *Brachystola magna* as follows; — The chromosomes of the later prophase appear as crosses, rings (I, e) etc, which are derived from a single type, a bivalent chromosome (I. b) which has been split lengthwise (I, c). The rings are formed from such a bivalent by the union of the free ends of the daughter chromosomes, while conspicuous "lugs" are formed (I, d), by the pulling out of the ends of the daughter chromosomes at their synaptic points. In the metaphase plate, the rings are so placed that the lugs lie along the spindle fibres, while the horizontal portions of the ring lie centrifugally, jutting out from the spindle.

---

1) The writer is indebted to Dr. W. S. SUTTON for an explanation of his views concerning synapsis and reduction, which he gave personally. The figures given in text-figures I, a, b, etc., are virtually copies of unpublished drawings of Dr. SUTTON and the writer is grateful for permission to publish them.

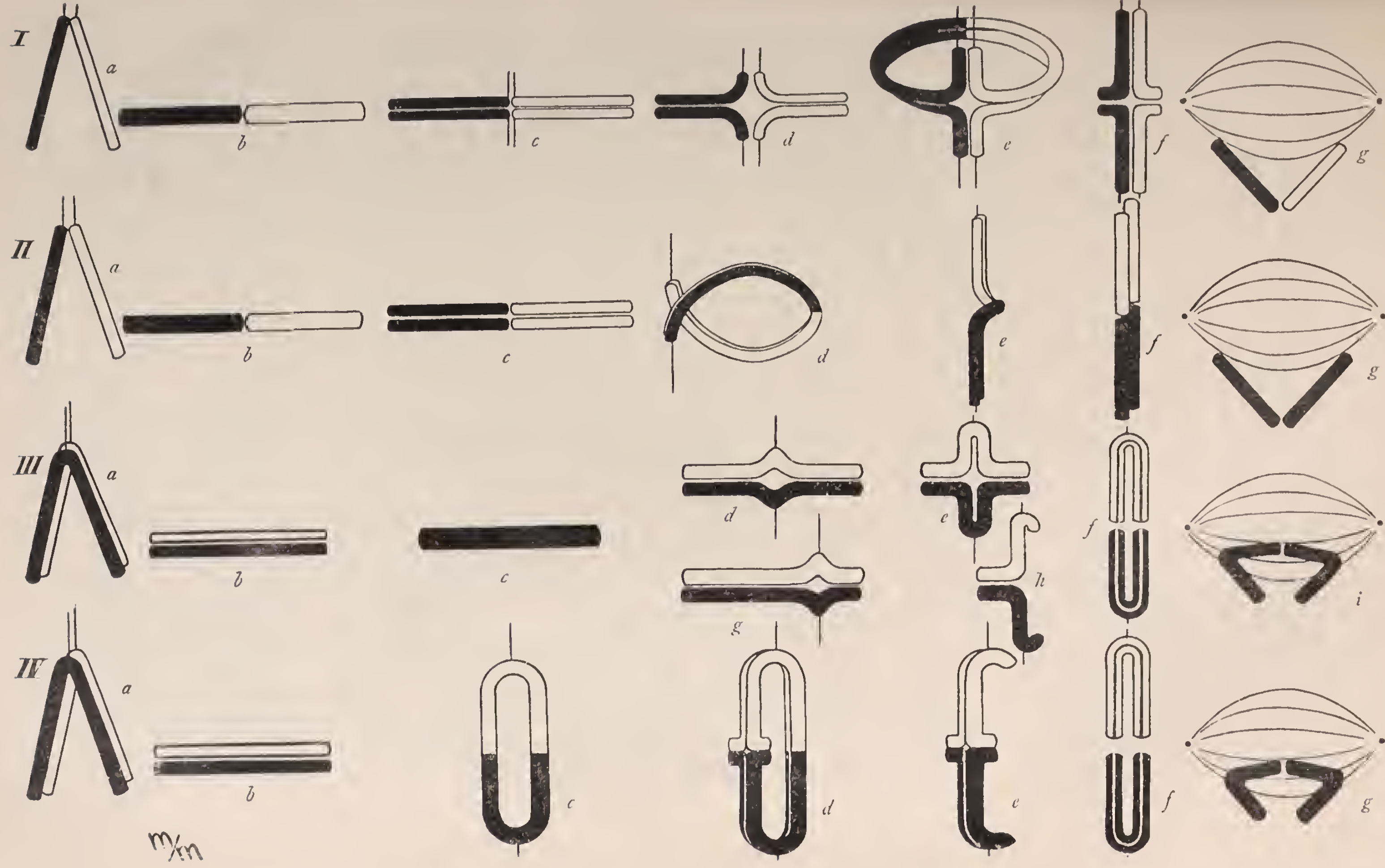
As metaphase gives place to anaphase, the lugs become pulled out (I, f) while the horizontal parts of the ring become smaller and smaller until the ring as such has disappeared entirely and given rise to two sets of daughter chromosomes joined end to end. It will be seen that this division is a longitudinal one, separating daughter chromosomes in an equational division. The second spermatocyte division is reductional (I, g) separating elements originally conjugated in synapsis.

The description of H. S. Davis is very different in detail from that just given, but the end result is the same. Here the rings appear superficially identical with those of the foregoing account, but in reality, as Davis believes, they are constructed on a different plan. The ring (II, d) is virtually a loop formed from an originally longitudinally split bivalent chromosome (II, c), the free ends not being united as in the preceding case, but crossed upon one another. The extending portions of the ends of the chromosomes forming the ring may be termed the lugs. The position of the ring in the spindle is vertical and not horizontal as in Sutton's case while the lugs lie parallel to the plane of the ring proper. During anaphase (II, e), the lugs are pulled out so that ultimately a reductional division is effected (II, f) by the separation of the chromosomes joined end to end in synapsis. The second division (II, g) is an equational one and consequently longitudinal. Hence there is a reversal of sequence of the two methods of separation of the daughter chromosomes in Davis's description, as compared with that of Sutton, although the end result is the same.

It was stated above that the description of the Schreiner's for *Tomopteris* is essentially similar to that given for the species considered in the present paper. For this reason a brief account will be given of their observations (text-figures I, v).

In their material, terminal attachment of the chromosomes to the spindle fibres never occurs. The rings, unlike those of *Periplaneta* are formed in the prophase (IV, c) by the opening out of the daughter chromosomes upon one another along the line of the longitudinal split (IV, b), which represents the line of the spermatogonial chromosomes in synapsis (IV, b). The rings lie in the spindle vertically, the lugs being horizontal in the equatorial plane. The first division is exactly the same as in *Periplaneta* (IV, f) and is identified by the Schreiner's as reductional, the second being equational (IV, g). Figure IV, *e*, represents a chromosome with sub-terminal attachment

Textfig. 1.



and is to be compared with III, h. Therefore, although there are minor and unimportant differences between this description and that given for *Periplaneta*, the essential features are identical. It may be remarked that it is an assumption on the part of the Scandinavian writers that a reductional division occurs, for here, as in the case of *Periplaneta*, a fusion of the chromosomes seems to occur immediately after synapsis, as in III, *c*, so that identification of the longitudinal split which is represented by the space within the ring (VI, c), cannot be made surely.

As Grégoire and Deton ('06) and others have shown, there is no essential difference between telosynapsis and parasynapsis and in the cases considered in the present instance, it will be observed that the end results are the same in essential respects.

e) The odd chromosome and the plasmosome. Moore and Robinson ('04) nowhere distinguish between the odd chromosome and the plasmosome, as will be seen from the quotation given on p. 2 and from the following, which describes the contraction phases; — "As the loops of chromatin contract, the nucleolus also becomes shorter and thicker, the extremity remote from the archoplasm assuming the appearance of a dense blot on the surface of the nucleus. During this latter phase, the long, attenuated tail of the nucleolus is retracted and the nucleolus assumes a spherical form and apparently lies suspended in the nuclear sap among the skein-like mass of chromatin bands. It remains quiescent in this condition, throughout the following heterotype prophases until the chromatin loops again contract towards the nuclear membrane at the point adjacent to the archoplasm. The nucleolus then undergoes fragmentation, gives rise to a number of small, highly refractive chromatic bodies, lying entangled in the bunch of contracted loops."

As stated above, the writer has clearly distinguished two components in this "dense blot", one being chromatic (the odd chromosome) and the other being a plastin body (the plasmosome) Foot and Strobell ('07) and more recently G. Arnold ('08) have taken the stand that no odd chromosome is present in the forms they have studied, *Anasa tristis* and *Hydrophilus piceus*, respectively, but that either error in counting or confusion with plastin bodies has been responsible for the conclusion that such a chromosome is present. With regard to the first instance, where a specific case was made against the work of Wilson ('05 a and b) and Montgomery ('06) on *Anasa tristis*, Lefevre and Mc Gill ('08) have fully corroborated

Wilson and Montgomery in every point while Wilson himself reaffirmed his conclusions after a rëexamination based on sections, smear preparations and living material. Moreover, a plasmosome was recognized and taken into account by Wilson and by Lefevre and Mc Gill in their countings. In the present material, as has already been said, counts have been made in Auerbach preparations, where the plasmosome stood out clearly as a red body amongst the green chromosomes. No chance for error, whatsoever, is given under such circumstances.

Gutherz ('07) claims to have seen in the oöcytes of *Syromastes*, a chromosome-nucleolus such as he finds in the spermatocytes and on this ground he questions the occurrence of an odd chromosome. Moreover, he does not find such a body in any of the somatic cells undergoing mitosis. Doubtless the bivalent nature (Wilson '09) of the "accessory chromosome" of this species may have to be taken into consideration in such conclusions.

Various writers have described, as the present writer has done, a close association of the odd chromosome and the plasmosome. Thus, Montgomery ('01) described such an association for many of the Hemiptera, Stevens ('05) for *Stenopelmatus*, Baumgartner ('04) for the cricket, Davis ('08) for Acrididac and Locustidae, while a similar association has been found in the idiochromosomes of Hemiptera by Wilson ('05) and by Payne ('09) in many other species. In some forms, apparently, no plasmosome is present, as Berry ('06) has stated for *Epeira* and Stevens ('05) for *Stenopelmatus*. Paulmier ('99) figures the plasmosome as bearing no relation to the odd chromosome.

The writer has described earlier in the paper, a close association, in *Stylopyga orientalis*, between the plasmosome of the several stages after the spermatogonia. Even in the spermatogonia, one chromosome appears to be embedded within a plasmosome, but it is impossible to determine whether this body is the odd chromosome or not. Similar conditions have been described by Payne ('09) for various Hemiptera, where the idiochromosomes of the spermatocyte growth period are collected together within the plasmosome. There seems therefore, from the evidence of this and other material, that there is some definite relation between the single conspicuous plasmosome and the odd chromosome or idiochromosome of Hexapoda, although there is nothing to demonstrate its nature nor the function of the plasmosome. It may be that the idiochromosomes undergo

greater metabolic activity than the other bodies and that the plasmosome represents some of the material involved.

The four species of cockroaches which have been studied show a close similarity in their spermatogenesis, the details of the various processes varying between very narrow limits. On the other hand, comparison with other Hexapoda belonging to the same order, shows certain decided differences. In this one order, the methods of arriving at the same ends are varied and a greater difference is sometimes found between different species of the same order (Orthoptera) than between species belonging to different orders or even classes. An instance of this is seen in the case of *Periplaneta*, which in some respects differs more widely from that of *Brachystola* or *Hippiscus* than from *Tomopteris*. Apparently, therefore, Korschelt and Heider's distinction between pre-reduction and post-reduction is of value only for descriptive purposes, and is of quite minor importance as far as the final result of the maturation mitoses is concerned.

The writer has prepared the present paper under the direction of Professor E. B. Wilson of Columbia University, to whom the writer extends his warmest thanks for the painstaking care he has given to its production and for the sympathy he has shown throughout the course of its development. The writer wishes likewise to thank Professor Ivin Sickels of the College of the City of New York for kindness shown him in connection with this work.

Zoological Laboratories, Columbia University in the City of New York, U. S. A.

March 1, 1909.

Works Cited.

Allen, C. E. '04. Chromosome reduction in Lilium canadense. Botanical Gazette. 37:464.

Arnold, G. '08. The nucleolus and microchromosomes in the spermatogenesis of Hydrophilus piceus (L.). Arch. f. Zellf. 2:181.

Auerbach, '96. Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina. Jenaische Zeitschr. 30.

Baumgartner, '04. Some new evidences for the individuality of the chromosomes. Biol. Bull. 8.

Berry, '06. The accessory chromosome in Epeira. Biol. Bull. 11.

Bonnevie, '07. "Heterotypical" mitosis in Nereis limbata Ehlers. Biol. Bull. 1907.

– '08. Chromosomenstudien. Arch. f. Zellf. 1:450.

Boveri, '04. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

Cardiff, '06. A study of synapsis and reduetion. Bull. Torrey Botanical Club (N. Y., U. S. A.), 33:271.

Davis, B. M. '99. The spore mother cell of Anthoceros. Bot. Gaz. 28:89.

—— '05. Studies on the plant cell. Am. Nat. 38 and 39.

Davis, H. S., '08. Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. 53:2.

Erlanger, '97. Über Spindelreste und echten Nebenkern usw. Zoolog. Centralblatt 4, 1.

Farmer and Moore, '04. On the maiotic phase in animals and plants. Q. J. 48.

Fick, '07. Über die Vererbungssubstanz. His-Waldeyer Arch. f. Anat. und Entwickl.

—— '08. Gibt es eine parallele Konjugation? Arch. f. Zellf. 1:600.

Flemming, '80. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebensorscheinungen. II. A. f. m. A. 19.

Foot and Strobell, '07. The "Accessory chromosome" of Anasa tristis. Biol. Bull. 12:119.

Goldschmidt, '08a. Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum. Arch. f. Zellf. 1:232.

—— '08b. Ist eine parallele Chromosomenkonjugation zu beweisen? Arch. f. Zellf., 1:620.

Grégoire, '04. La reduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cell. 21:297.

Grégoire et Déton, '06. Contribution à l'étude de la spermatogenèse dans Ophryotrocha puerilis. La Cell. 23.

Guignard, '99. Sur les anthèrozoides et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. C. R. 128:14.

Gutherz, '07. Zur Kenntnis der Heterochromosomen. A. f. m. A. 69:491.

Häcker, '07. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebnisse und Fortschritte der Zool. (Spengel.) 1.

Heidenhain, '07. Plasma und Zelle. I. Jena.

Janssens, '05. Evolution des auxocytes mâles du Batrachoseps attenuatus. La Cell. 22.

Jordan, '08. The spermatogenesis of Aplopus mayeri. Carnegie Institution of Washington, U. S. A., No. 102. Abstract in Anat. Anz. 32.

Lefevre and Mc Gill, '08. The chromosomes of Anasa tristis and Anax junius. Amer. Journ. Anat. 8:4.

Mc Clung, '02. The spermatocyte divisions of the Locustidæ. Bull. Univ. of Kansas (U. S. A.), 11:8.

Meves, '08. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! Arch. f. Zellf. 1:612.

Miall and Denny, '86. The Cockroach. London 1886.

Miyake, '05. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. w. Bot., 42:83.

Montgomery, '01, A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Trans. Amer. Phil. Soc. (Philadelphia, U. S. A.), 20.

—— '06. Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera-Heteroptera. Trans. Am. Phil. Soc. 21:97.

Moore and Arnold, '06. On the existence of permanent forms among the chromosomes of the first maiotic division in certain animals. Proc. Roy. Soc. London 77:563.

Moore and Robinson, '04. On the behaviour of the nucleolus in the spermatogenesis of Periplaneta americana. Q.J.M.S. 48.

Ogata, '83. Die Veränderungen der Pancreaszellen bei der Secretion. Arch. f. Anat. und Phys., 1883.

Otte, '06. Samenreifung und Samenbildung von Locusta viridissima. Zool. Anz. 30:529 and 750.

Overton, '05. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. w. Bot., 42:121.

Paulmier, '99. The spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. Morph., Supplem. 15:223.

Payne, Ferd. '09. Some new types of chromosome distribution and their relation to sex. Biol. Bull. 1909.

Rabl, '85. Über Zellteilung. Morph. Jahrb. 10.

Randolph, '08. On the spermatogenesis of the earwig, Anisolabis maritima. Biol. Bull. 15:111.

Robertson, '08. The chromosome complex of Syrbula admirabilis. Kansas University Bull., 4, No. 13.

St. George, la Valette, '86. Spermatologische Beiträge. II., A. f. m. A. 27.

Sargant, '97. The formation of sexual nuclei in Lilium martagon Annals of Botany, 2:187.

Schaffner, '07. On synizesis and synapsis. Ohio (U.S.A.) Naturalist, 1907.

Schönfeld, '01. La spermatogenèse chez le taureau. Arch. de Biol. 18:1.

Schreiner, A. und K. E., '06. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Arch. de Biol. 22:1.

Stevens, '05. Studies in spermatogenesis. Carnegie Institution of Washington 1905.

Stuhlman, '86. Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriopoden und Peripatus. Ber. Naturf. Ges. Freib., I.

Strasburger, '04. Über Reduktionsteilung. Sitz. Ber. Königl.-preuß. Akad. Wissensch.

Sutton, '00. The spermatogonial divisions in Brachystola magna. Kansas Univ. Quart., 9:135.

—— '02. On the morphology of the chromosome group of Brachystola magna. Biol. Bull. 4.

Vom Rath, '91. Über die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zoöl. Anz. 14.

Wassilieff, '07. Die Spermatogenese von Blatta germanica. A. f. m. A. 70:1.

Wilson, '05a. Studies on chromosomes. I. The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera. Journ. Exp. Zool. 2.

—— '05b. II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterochromosomes in Hemiptera. Journ. Exp. Zool. 2.

—— '09. IV. The accessory chromosome in Syromastes and Pyrrhocoris with a comparative review of the types of sex differences of the chromosome groups. Journ. Exp. Zool. 6:1.

Zweiger, '06. Die Spermatogenese von Forficula auricularia. Zool. Anz. 30.

Explanation of Plates.

All drawings were made by camera lucida with number 12 compensating ocular, (LEITZ), and 2 mm apochromatic objective, (LEITZ). They have not been reduced in reproduction, Figs. 1—54, *Periplaneta*. Figs. 55—62, *Leucophaea*.

Plate XXVI.

Fig. 1. Primary spermatogonium, with 33 chromosomes. Metaphase.

Fig. 2. Early interkinesis between primary and secondary spermatogonia The dark spherical body is chromatic, the remainder achromatic.

Fig. 3. Later stage than 2 showing the beginning of chromosome formation. The chromatic body has assumed a dumb-bell shape.

Fig. 4. Secondary spermatogonium with 33 dumb-bell shaped chromosomes. Metaphase.

Fig. 5. Metaphase of ovarian follicle cell, containing 34 rod or "U" shaped chromosomes.

Fig. 6. Late anaphase of secondary spermatogonium. A plasmosome appears near the Zwischenkörper.

Fig. 7. Beginning of the primary spermatocyte stages. This stage follows directly on the secondary spermatogonial telophase. The plasmosome of the last spermatogonial division is shown out in the cytoplasm, while a new one is forming within the nucleus. The odd chromosome appears for the first time near the plasmosome as a larger sphere.

Fig. 8. Stage following 7. The odd chromosome stains less deeply.

Fig. 9. Assumption of the characteristic pear shape by the odd chromosome. The plasmosome is applied closely to the blunter end of the odd chromosome.

Fig. 10. The contraction stage of the growth period.

Fig. 11. Polarization of the chromatic threads. The odd chromosome bears the spherical plasmosome at its blunter end.

Fig. 12. Optical section of 11. The odd chromosome is seen to be split.

Fig. 13. Beginning of synapsis, immediately preceding 14.

Fig. 14. Some of the threads show decided thickenings. The odd chromosome and the plasmosome are ragged in outline.

Fig. 15. Optical section of 14.

Fig. 16. Nearly all of the threads have become thickened.

Fig. 17. Thickening affecting all of the chromatin loops.

Fig. 18. Optical section of 17, showing, approximately, 32 points.

Fig. 19. Chromatin loops at the close of the synapsis period.

Fig. 20. The loosening up of the chromatin loops preparatory to forming the second polarization stage.

Fig. 21. The second polarization stage.

Fig. 22. Migration of one of the centrosomes, carrying with it some of the chromosomes.

Fig. 23. Completion of the migration. The odd chromosome with the spherical plasmosome applied to it liev at the lower pole.

Fig. 24. Formation of chromosomes as loops lease the poles.

Fig. 25. The odd chromosome lies as the pear shaped body nearly in the center of the nucleus no longer attached to other chromosomes. Prophase.

Fig. 26. Chromosomes preparatory to entering the metaphase plate.

Fig. 27. Metaphase of primary spermatocyte. The odd chromosome lies to the left are the pear shaped body. One ordinary chromosome has begun to divide.

Fig. 28. The odd chromosome is passing undivided to the lower pole. The ordinary chromosomes are dividing.

Plate XXVII.

Fig. 29. Metaphase showing the longitudinal division of one chromosome

Fig. 30. Chromosomes with median and sub-terminal attachments. The odd chromosome lies to the left.

Fig. 31. Anaphase, showing the closing of the rings and the migration of the odd chromosome towards the lower pole.

Fig. 32. Late anaphase, where the rings have been reduced to compact, dumb-bell shaped bodies.

Fig. 33. Optical section of stage shown in Fig. 32.

Fig. 34. Telophase. The plasmosome has fragmented, one part being seen in one cell, the remainder in the other. The odd chromosome probably lies in the upper cell.

Fig. 35. Early prophase of secondary spermatocyte, showing the odd chromosome lying in the lower cell.

Fig. 36. Stage following 35 where the ordinary chromosomes are very attenuated. The odd chromosome is split longitudinally.

Fig. 37. Formation of chromosomes.

Fig. 38. Chromosomes contracting down to form the dumb-bells of later stages.

Fig. 39. Late prophase.

Fig. 40. Later stage of the prophase.

Fig. 41. Metaphase, showing the metamorphosis of the dumb-bells.

Fig. 42. Polar views of two metaphase plates, one (left) containing 17 chromosomes, the other (right) 16.

Fig. 43. Chromosomes arranged in metaphase plate, preparatory to division.

Fig. 44. Anaphase, secondary spermatocyte.

Fig. 45. Telophase of a cell containing no odd chromosome. Plasmosome showing in upper cell.

Fig. 46. Telophase of cell with odd chromosome. The odd chromosome is to be seen in each daughter nucleus. The plasmosome lies in the cytoplasm of the lower cell.

Fig. 47. Early spermatid, showing the odd chromosome in the nucleus and the plasmosome in the cytoplasm.

Fig. 48. Spermatid with no odd chromosome.

Fig. 55. Spermatogonial metaphase of *Leucophaea maderiae*, with 23 chromosomes.

Fig. 56. Ovarian follicle cell metaphase with 24 chromosomes.

Fig. 57. Early growth stage, showing odd chromosome (a binary body) and the plasmosome.

Fig. 58. Thickening of the chromatin threads. The odd chromosome is dumb-bell in shape.

Fig. 59. Completion of thickening of the chromatin threads.

Fig. 60. Metaphase plate of secondary spermatogonium showing 11 chromosomes and 2 plasmosomes, one lying to the extreme right and the other in the far upper left-hand portion of the cell. (The reproduction failed to bring out the distinction in staining power.)

Fig. 61. Metaphase with 12 chromosomes.

Plate XXVIII.

Fig. 62. Lateral view of secondary spermatocyte metaphase of *Leucophaea.*

Fig. 49. *Periplaneta.* Later spermatid showing odd chromosome within the nucleus, the plasmosome, without.

Fig. 50. The odd chromosome has begun to fade.

Fig. 51. The odd chromosome but faintly visible, the plasmosome migrating down the "tail" of the spermatid.

Fig. 52. Odd chromosome still visible within the nucleus, the plasmosome half way down the "tail".

Fig. 53. Mature spermatozoön, showing the collection of cytoplasm half way down the "tail" containing the plasmosome. The odd chromosome is no longer seen.

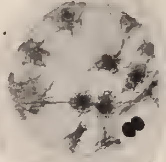
Fig. 54. Showing the contents of a ripe cyst. Masses of cytoplasm which bave been sloughed off are seen, containing many plasmosomes. Portions of mature spermatozoa are also seen.



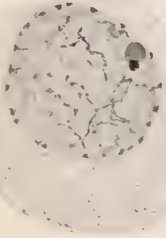
1.



2.



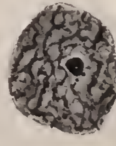
3.



8.



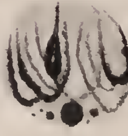
9.



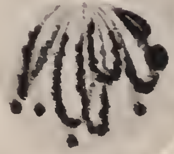
10.



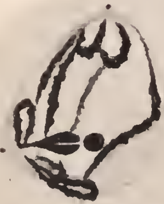
15.



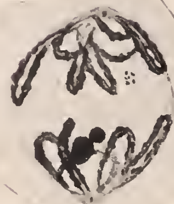
16.



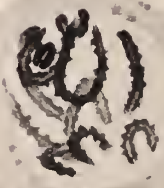
17.



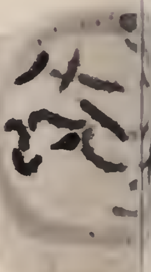
22.



23.

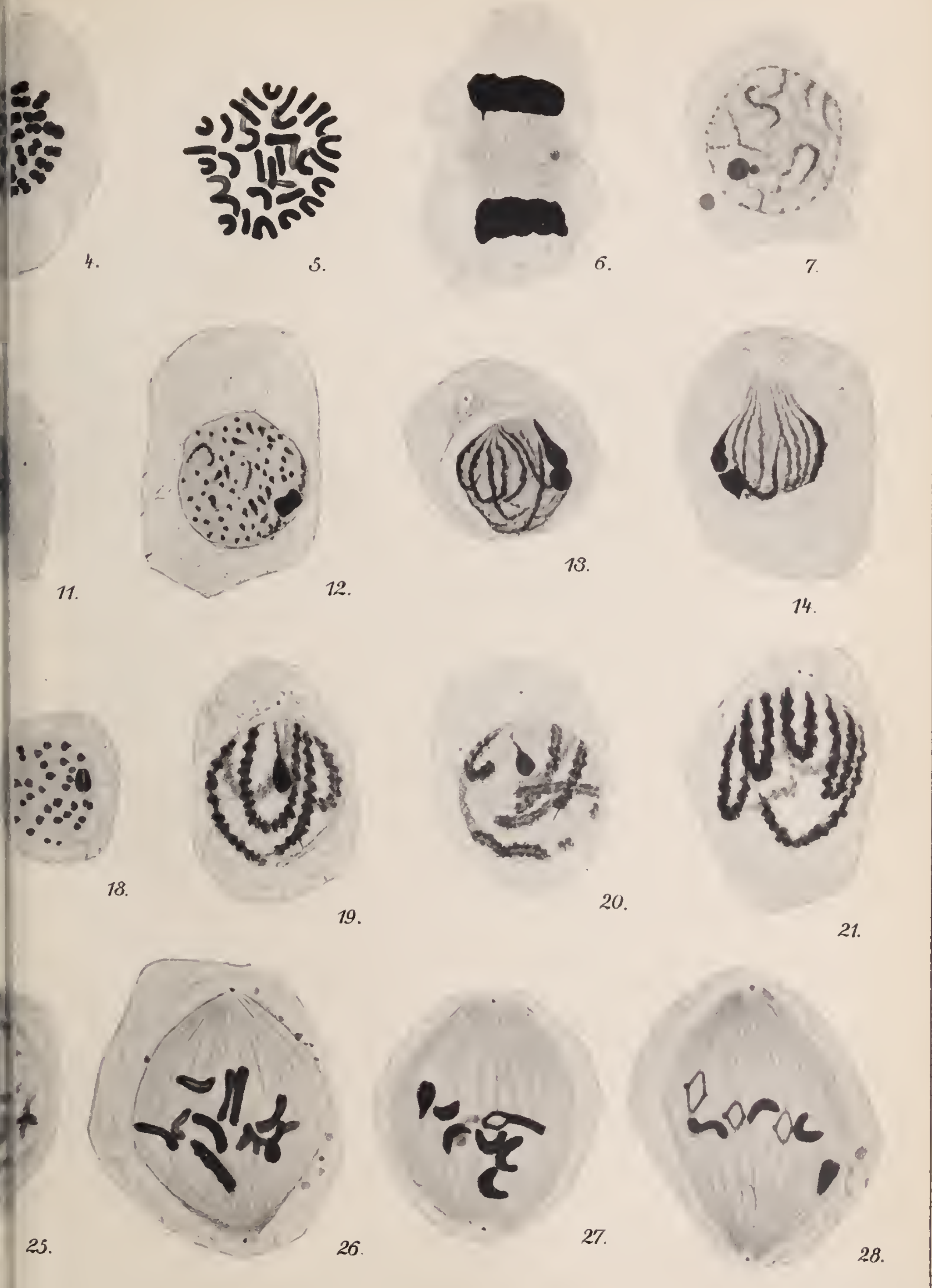


24.



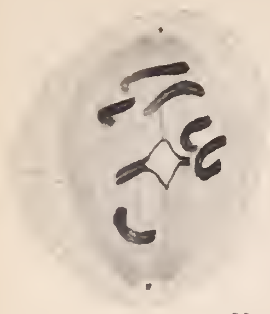
Max Morse gez.

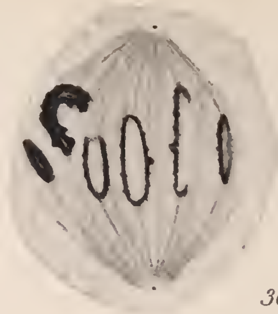
Verlag v. Wilhelm E

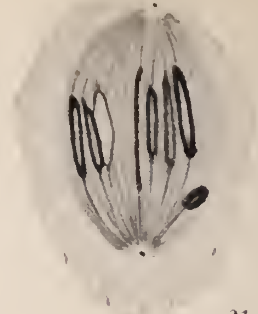


...mann, Leipzig

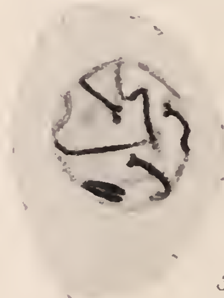
Lichtdruck v. C. G. Röder, G.m.b.H. Leipzig

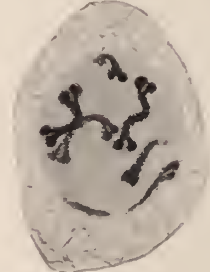

29.

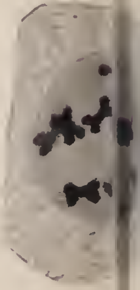

30.

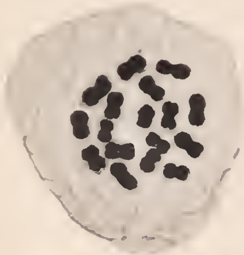

31.


36


37.

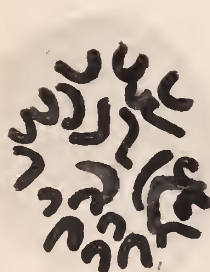

38.




42




44

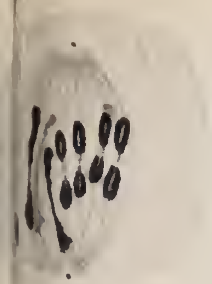

55.


56.


57.

Max Morse gez.

Verlag v. Wilhel

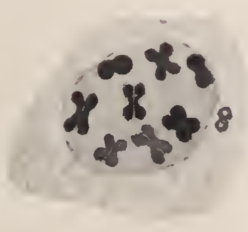

32.

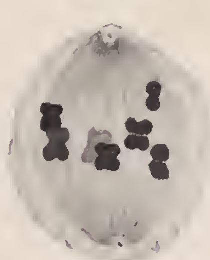

33.

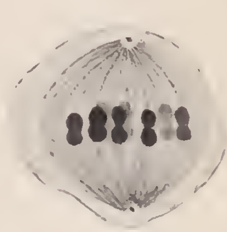

34.

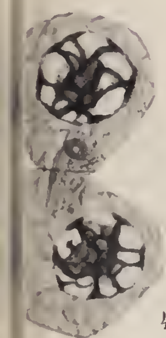

35

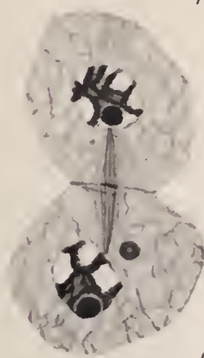

39.

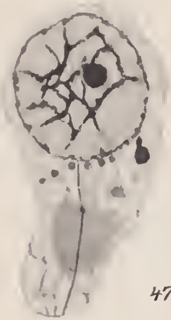

40.

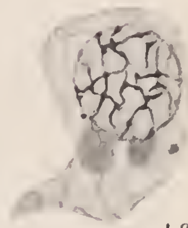

41

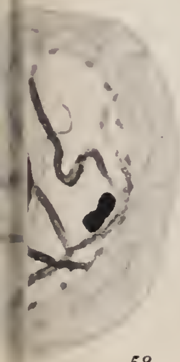

43.

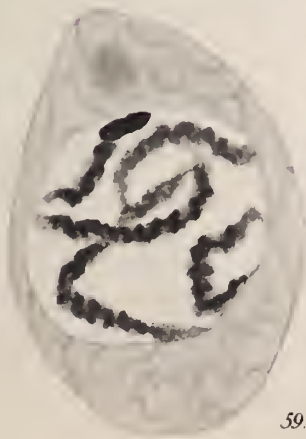

45.


46.


47.


48.


58.

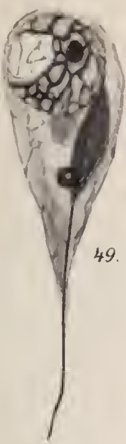

59.


60.

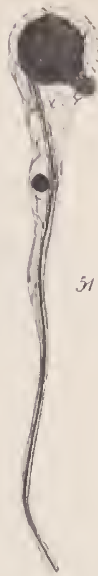

61.

E. lmann, Leipzig

Lichtdruck v. C. G. Röder, G. m. b. H. Leipzig


49.


50.


51


52


53


54.


62.

Max Morse gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig Lichtdruck ...

Bemerkungen zu Boveris Aufsatz über die Blastomerenkerne von Ascaris und die Theorie der Chromosomen.

Von

Rudolf Fick.

Da ich in nächster Zeit durch andere Arbeiten abgehalten sein werde, nochmals näher auf die Chromosomenfragen einzugehen, so möchte ich es doch nicht unterlassen, an dieser Stelle zu der im vorigen Heft dieses Archivs erschienenen Arbeit Boveris einige Bemerkungen zu machen. Dieser Aufsatz Boveris sowie seine letzten »Zellenstudien« (VI. Heft, Jena 1907) und die von ihm veranlaßten Arbeiten Artoms (Ztschr. f. wissensch. Mikrosk. 1908) und Baltzers (dies Archiv 1909) enthalten so viele wertvolle Auseinandersetzungen und neue, Boveris ältere Arbeiten vervollständigende Beobachtungen, daß ich diesen Erfolg meiner seinerzeitigen Kritiken (R. Fick, Über die Eireifung der Amphibien. Anat. Versammlg. Tübingen 1899, Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. His' Archiv f. Anat. und Entwicklg. Suppl. 1905 und Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Mekel-Bonnets Ergebn. 1907), d. h. die Anregung so gründlicher, resultatreicher Studien warm begrüßen muß. Es bestätigt sich auch hier wieder die alte Erfahrung, daß die wissenschaftliche Erkenntnis gerade durch den Kampf der verschiedenen Meinungen besonders gefördert und vertieft wird.

Ich sehe für heute davon ab, daß Boveri in seiner Antikritik vielfach »gegen Windmühlen kämpft«, d. h. Behauptungen widerlegt, die ich in der Allgemeinheit, wie er sie zurückweist, gar nicht aufgestellt habe, was er, freilich nur an einigen Stellen (z. B. S. 232, S. 257) sogar selbst zugibt, ebenso will ich heute auch von allen son-

stigen Einwendungen, die seinen Ausführungen entgegenzuhalten sind, absehen. Den Haupterfolg meiner Kritiken sehe ich aber darin, daß Boveri seine Darstellung der »Chromosomenerhaltungslehre«, meiner wiederholten Kritik mehr und mehr Rechnung tragend, in seinen neueren Schriften derart modifiziert hat, daß gewissenhafte Forscher sie jetzt nicht mehr so leicht mißverstehen können.

Diese neueren Ausführungen Boveris, wo er die Chromosomenindividualität mit der eines Bienenschwarmes vergleicht und zugibt, daß die »Chromosomen« sich von Grund aus verändern können, wie eine Raupe, die sich in einen Schmetterling verwandelt (!), sagen im Grunde nicht viel mehr aus als mein Manöveriervergleich, indem sie ausdrücklich totale morphologische und chemische Veränderung des »Chromosoms« zulassen, die sich erhaltende »Individualität« aber, (meinem sich erhaltenden »Manöverierreglement« entsprechend) nicht näher analysieren. Wie mein »spiritus rector« oder »Manöverierreglement« ist auch die »Individualität« der Chromosomen in den neueren, ausführlicheren Darstellungen Boveris, wie Child (Anat. Anz. 1907) ganz richtig andeutet, etwas im Grunde reell Unfaßbares, Metaphysisches. In dieser Modifikation ist die »Chromosomen-Individualitätserhaltungshypothese« natürlich morphologisch ebensowenig widerlegbar wie die »Achromatinerhaltungshypothese«, nur wird jeder Unbefangene mir zustimmen, daß die Hypothese, um jedes Mißverständnis abzuschneiden, nicht mehr »Chromosomenerhaltungshypothese«, sondern etwa »Karyotomenerhaltungslehre« genannt werden sollte, wie ich bereits in meiner letzten Arbeit vorschlug. Denn mein Einwand, daß ein »Chromosom« ohne Chromatin eine »Perlenkette ohne Perlen« darstellt, dürfte auch von Boveri nicht widerlegt sein, und es wird wohl auch niemandem einfallen, eine Raupe einen Schmetterling zu nennen, ebensowenig ein »achromatisches Etwas« ein Chromosom.

Dafür, daß meine Kritik sehr angebracht war und Boveris Hypothese in ihrer alten Darstellung tatsächlich unhaltbar bzw. eben misdeutbar war, brauche ich nur auf das Urteil Val. Häckers, eines der erfahrensten Forscher auf diesem Gebiet und vielleicht des besten Kenners der gesamten einschlägigen Literatur zu verweisen. Häcker sagt (Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebnisse der Zoologie 1907 S. 23) ».... gerade darin scheint mir ihre (der Manöverierhypothese) Bedeutung zu liegen, daß diese Schwierigkeiten durch jenen Versuch sehr starke Betonung gefunden haben und daß damit gezeigt worden ist, daß die Individualitäts-

lehre in ihrer jetzigen Fassung unhaltbar ist[1]. Übrigens steht R. Fick keineswegs allein mit seinen Anschauungen. Insbesondere hat sich O. Hertwig dahin ausgesprochen ...«. — Vgl. auch Paolo della Valles eben erschienene Arbeit (L'organizzazione della chromatina stud. med. numero dei cromosomi. Arch. Zoolog. 4. Bd. 1909).

Übrigens kann man auch der Entscheidung, ob all die andern, zum Teil aus der »Karyotomenerhaltungslehre« direkt ableitbaren Hypothesen, das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz, die Möglichkeit der mikroskopischen Verfolgung der Mendelmerkmale in Form bestimmter Chromosomen und der Geschlechtsbestimmungsursachen, sich wirklich bewahrheiten, mit aller Ruhe entgegensehen, die Zukunft wird es lehren, wer Recht hat, denn diese Hypothesen sind durch die Tatsachen leichter kontrollierbar als die Grundhypothese mit ihrem reell unfaßbaren Begriff der »Individualität«.

Auch mit meiner Warnung vor dem Glauben an die bisherigen Beweise für die Parallelkonjugation der Chromosomen bin ich nicht alleingeblieben, wie die Arbeiten von Meves, Goldschmidt und Duesberg (in dies. Arch.) beweisen.

Jedenfalls sind meine oben angeführten Arbeiten, auch wenn sie nur jene Kritik enthielten, wie schon bemerkt, nicht unfruchtbar gewesen, da sie wertvolle Arbeiten (s. o.) Boveris und seiner Schüler u. a. angeregt und, wie ich wohl erwarten darf, bewirkt haben, daß nunmehr auch in den den morphologischen Originalarbeiten fernerstehenden Zeitschriften nicht mehr Aufsätze erscheinen, die all diese Hypothesen als bewiesene Tatsachen behandeln. Gerade die letztere Erscheinung war es ja, wie ich bereits früher (1905) andeutete, die mir die Feder in die Hand drückte.

Innsbruck, August 1909.

---

[1] Im Original nicht gesperrt.

NOTE

The originals for the two plates were unfortunately lost while in the hands of the engravers and can, therefore, not be reproduced with the present paper.

R. R. GATES



The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas, De Vries.

By

Reginald Ruggles Gates,
University of Chicago.

With plates XXIX and XXX.

Although the cytological studies upon this form are not yet complete, owing to lack of sufficient material, yet the results already obtained are believed to be of sufficient interest to warrant their publication at this time. A more extended study of this form will be made later, and in particular a more elaborate series of measurements will be undertaken, to extend the data presented here.

Among the mutants of *Oenothera Lamarckiana* thus far examined, all, with the exception of *O. gigas*, have the same number of chromosomes as the parent form (14), with probably occasional departures of one from this number in certain individuals. In *O. gigas,* however, the number of chromosomes in all individuals thus far examined is 28 or 29. This doubling in the number of chromosomes implies that *O. gigas* comes in a different category from all the other mutants whose chromosome count is known.

The writer read a preliminary paper on *O. gigas* before the Botanical Society of America in December 1907, and a brief abstract of this was published[1]). From a study of the pollen mother cells the number of chromosomes was found to be 28. As stated elsewhere (Gates, 1908a), the materials for these counts were obtained from Mr. A. C. Life, who collected them from the 1905 Oenothera garden (from seeds of De Vries) at the Marine Biological Laboratory, Woods Holl, Mass. Miss Lutz, who afterwards took up the work

[1]) Further studies on the chromosomes of Oenothera. Science 27: 335. Feb. 28. 1908.

in 1907, had in August, 1907, published a note stating the number of chromosomes in root tips of *O. gigas* to be 28 or 29.

An account of the method of chromosome reduction in Oenothera has already been published (Gates 1908b) based chiefly upon studies of *O. rubrinervis*, but supported by observations upon a more or less complete series of stages in several other forms, including *O. Lamarckiana*, *O. nanella*, *O. lata* × *O. Lamarckiana*, and more recently *O. laevifolia* and *O. biennis* (Gates 1909). Further results upon some of these forms, as well as upon the *O. lata* × *O. gigas* hybrids, will be published soon. They agree in practically all points, as regards the phenomena of reduction, with the account already published for *O. rubrinervis*.

1. Cytological observations.

In *O. gigas* the stages of reduction in the pollen mother cell thus far observed are continuous only during the period from the metaphase of the heterotypic mitosis to the prophase of the homotypic. These events are in substantial agreement with those already described for *O. rubrinervis* (Gates 1908b), but a few deviations will be referred to. Fig. 1 shows the heterotypic spindle in side view. As previously described for the other forms studied, the chromosomes are loosely scattered in the middle region of the spindle, mostly unpaired, or at any rate not closely enough paired to make it evident which members constitute a pair. A large number of spindles examined at this time almost invariably show this condition. It cannot then be due to the fact that this figure represents a stage just before the chromosomes have been drawn into the equatorial plane or just after they have begun their journey towards the poles. Fig. 2 is exceptional in that most of the chromosomes are rather regularly arranged in two parallel rows and they are scattered through a shorter distance along the longitudinal axis of the spindle than usual. They are separating into two rather regularly oriented groups of chromosomes on their way to the poles. In this cell the forces which lead to the regular alignment of the chromosomes in two parallel series are evidently stronger than is usually the case in Oenothera, for in the Oenothera forms studied, usually no such regular alignment takes place.

The absence or partial absence of a close pairing of chromosomes in diakinesis and on the heterotypic spindle is in strong con-

trast to the condition in other genera of plants, where the chromosomes are all regularly paired. However, in Hieracium (ROSENBERG 1907) and probably also in Galtonia and Tradescantia (MIYAKE 1905), as I have suggested elsewhere (GATES 1908 b, p. 23), a similar failure to pair is often exhibited. These cases appear to be exceptions to the general law enunciated by MONTGOMERY in 1901 from his observations on Hemiptera, that homologous chromosomes of maternal and paternal origin pair with each other in synapsis. Later observations on a variety of forms in which there are morphological chromosome differences show that ordinarily chromosomes of similar size and shape pair with each other, and this seems amply to justify the view of MONTGOMERY, which has been widely adopted. It is of course conceivable that in such cases as Oenothera where there is a partial failure of pairing, some invisible forces on the heterotypic spindle may yet determine that homologous maternal and paternal chromosomes shall enter opposite nuclei. But this seems rather unlikely. It is moreover, contrary to fact in the case of the hybrid *O. lata* $\times$ *O. gigas*, in which, as I have shown (GATES 1908 a)[1]), the chromosome distribution at the time of reduction bears no relation to the parental chromosome numbers, but on the contrary they are usually separated into two equal groups as nearly as an odd number (21) can be. The regularity of this segregation into groups of 10 and 11 chromosomes, with only occasional cases of 12 and 9, and no observed cases of greater irregularity, makes it probable that some regulative factor is present, which determines this distribution, although what it may be is not obvious.

In fig. 3 the full number, 28 chromosomes, are in view. Two chromosomes are evidently paired on the equatorial plate of the spindle, and each shows the longitudinal split for the next mitosis, showing that in some cases at least, the split for the second mitosis is longitudinal. A certain amount of variation in the size and shape of the chromosomes is observed, but this is to be expected from their viscous or semi-fluid consistency. No constant morphological chromosome differences have been found. They are apparently either less common or less easy of detection in plants than in animals, perhaps owing to greater variability in shape. Fig. 4 is a polar view of the central region of the heterotypic spindle, the chromosomes not being in one plane as represented but only coming into

---

1) A paper dealing with this hybrid is now in press in the Botanical Gazette.

view by focussing for a considerable distance up and down the axis of the spindle.

An anaphase is shown in fig. 5, the full 14 chromosomes being in view at one end of the spindle. In this case, as frequently, they have not yet split for the next mitosis. Fig. 6 is a slightly later stage showing several interesting features. Most of the chromosomes here show their bivalent nature and in nearly all these the split is apparently a transverse one. Whether this apparent direction of the split is due to a change in the orientation of the chromosomes on their way to the poles, or whether the split is actually longitudinal in some cases and transverse in others, cannot be determined at present. There is certainly wide variation in the time at which this split appears. Whether there is also variation in the direction of the split must remain for the present problematical. I think there is no doubt that the split of the chromosomes in fig. 6 is a precocious one anticipating the line of separation of the chromosomes in the homotypic mitosis. The study of later stages shows that the chromosomes are bivalents from the time this split appears, and the bivalents in the telophase of the heterotypic mitosis are doubtless the same bodies as the bivalents in the prophase of the homotypic. Fig. 7 is an early telophase in which the chromosome bivalents are assuming various shapes in the daughter nuclei. Three chromosomes are left behind. It is not known whether such mother cells will mature pollen grains, but here is exhibited the same tendency toward occasional irregularities during reduction that has been observed in several of the other mutants studied, such as are of frequent occurrence also in hybrids. Two cases were also observed where one chromosome had passed to the wrong pole of the heterotypic spindle, as I have described elsewhere (Gates 1908a) for some of the other forms.

A telophase is shown in fig. 8. The chromosome bivalents, 14 in number, are distributed in the daughter nucleus, giving H's, K's, X's, and other forms which are characteristic of the heterotypic chromosomes in other plants. Later the chromosomes may stretch out and anastomose with each other, assuming irregular shapes, becoming less compact and taking a paler stain. This process has already begun in fig. 8. The final result is a stage like fig. 9 in which the chromosome boundaries are in most cases no longer distinguishable. It is probable that this stage of interkinesis is of variable length, and the semi-resting condition of fig. 9 is probably in

some cases omitted altogether, the chromosomes of fig. 8 passing almost directly into the prophase condition of fig. 10. Fig. 10 shows one of the daughter nuclei of the first mitosis in the prophase of the second division. The multipolar spindle is being formed by the wefts of fibres surrounding the nuclear membrane (which has just broken down) being drawn out to a point at certain places on the periphery of the nucleus. The chromosomes, 14 in number, have not changed their position since the disappearance of the nuclear membrane. They are clearly bivalents, and a comparison of the stages represented in figs. 1 and 8 with fig. 10 shows that no growth of the chromosomes has taken place during the period of interkinesis. The period from diakinesis to the telophase of the homotypic mitosis is one of distribution of the chromosome elements, without any noticeable growth in the quantity of chromatin during this time.

2. Cell-size and chromosome number.

In a preliminary cytological examination of *O. gigas* it was soon observed that the pollen mother cells were often conspicuously larger than in *O. Lamarckiana* or any of the other forms examined. A series of measurements was then begun, to ascertain whether this difference was constant and in how far the size relationships might agree with Boveri's well-known law which would lead to the expectation that with the double number of chromosomes, the nuclear surface and the cell volume in *gigas* would be double that in *Lamarckiana*.

Comparative measurements were made of the pollen mother cells and the cells of various somatic tissues in *gigas* and *Lamarckiana* in the same stage of development. For instance, the pollen mother cells chosen in *gigas* were all in the metaphase of the heterotypic mitosis, and the other tissues examined were flower tissues from sections of young buds in which the pollen mother cells were in the same stage. The pollen mother cells of *Lamarckiana* measured were in the telophase of the second mitosis. Apparently no growth of the mother cells takes place during the reduction divisions, but any growth there may be would tend to diminish the observed size differences between the mother cells of the two forms. These measurements are to be extended to various regions of the plant. So far they point with great certainty to the fact that in *O. gigas* the

cells are, on the average, considerably larger, in all the tissues compared. The slides from which these measurements were made were from material collected from typical specimens of the two forms compared. Whether these size differences will hold for all individuals of *gigas* and *Lamarckiana* will have to be determined later. *O. gigas* in particular shows a very wide range of variability in its leaf characters, and it remains to be seen whether this is correlated with variations in the size or shape of the leaf cells.

The method of measurement found most satisfactory was to draw carefully the outlines of the cells to be measured, by means of a camera lucida, and then to make the measurements from these projections. A Zeiss 2 mm apochromat lens was used, a no. 6 ocular and a Bausch & Lomb camera, giving a magnification of about 1380 diameters. The figures thus projected were of convenient size for measurement and the numbers in the table refer to the dimensions of the these figures in mm.

In every case except the pollen mother cells, by length of cell is meant the measurement along the long axis of the organ (anther, stigma or petal) bearing it. This is not necessarily the longest dimension of the individual cell concerned. Similarly, by width is meant the measurement of the cell in the direction which measures the thickness of the organ bearing it. This was the most satisfactory method because in every case except the pollen mother cells the cells of the tissue measured are regularly arranged in rows with their axes respectively parallel to and at right angles to the surface of the organ. The pollen mother cells are more loosely and irregularly arranged during the later stages of reduction, and in this case the greatest diameter in median section was called the length and the diameter at right angles to this, which was usually the shortest, was called the width.

The epidermal tissues were chosen for measurement because of their regular arrangement in series, which eliminates as far as possible the error from oblique cuts, and because of their peculiarly regular rectangular shape. They frequently show a great range of variability in "length" (as defined) but comparatively little in "width". This is due to the fact that epidermal cells divide and grow only in a plane at right angles to the surface and are therefore in all stages of elongation after division, while their "width" undergoes little if any change. For this reason the range of variability in "length" is always greater than in "width".

Cell Measurements.

	Number of measurements	Average length	Average width	Limits of variation Length	Limits of variation Width	Volume of cell
			O. Lamarckiana			
Petal epidermis	113	8.7	14.8	16—3	20—8	$(8.7)^2 \times 14.8 = 1120.21$
Stigma surface	79	9.02	18.91	20—4	24—15	$(9.02)^2 \times 18.91 = 1538.53$
" "	71	9.92	18.40	—	—	
Anther epidermis	103	23.2	18.5	52—7	25—14	$(23.2)^2 \times 18.5 = 9957.44$
" "	28	26.0	21.3	—	—	
Inner wall cells of anther	104	13.45	12.9	25—5	17—8	$(13.45)^2 \times 12.9 = 2333.64$
" " " " "	12	11.5	10.6	—	—	
Pollen mother cells during reduction .	115	39.7	33.9	50—30	46—26	$\left(\frac{39.7 + 33.9}{2}\right)^3 = 49836.03$
" " " " "	49	38.0	—	—	—	
Tapetum (multinucleate)	119	15.17	25.3	24—7	35—15	$(15.17)^2 \times 25.3 = 5822.29$
" "	16	17.0	25.5	—	—	
Pollen mother cells in synapsis . . .	34	31.2	29.5	49—21	34—19	$\left(\frac{31.2 + 29.5}{2}\right)^3 = 28093.46$
Nuclei in synapsis	34	(12.8,	diameter)	15—10.5	—	
			O. gigas			
Petal epidermis	103	10.3	20.7	18—5	26—15	$(10.3)^2 \times 20.7 = 2196.06$
Stigma surface	100	13.7	25.0	29—6	34—17	$(13.7)^2 \times 25 = 4692.25$
" "	49	14.3	25.9	—	—	
Anther epidermis	104	40.1	23.76	72—14	34—15	$(40.1)^2 \times 23.76 = 38206.32$
" "	40	35.0	26.0	—	—	
Inner wall cells of anther	113	21.2	19.1	44—10	34—12	$(21.2)^2 \times 19.1 = 8584.30$
" " " " "	12	28.0	17.4	—	—	
Pollen mother cells during reduction .	47	47.0	37.4	60—36	48—26	$\left(\frac{47 + 37.4}{2}\right)^3 = 75151.45$
" " " " "	120	46.0	—	—	—	
Pollen mother cells in synapsis . . .	27	32.7	37.0	51—20	49—27	$\left(\frac{32.7 + 37}{2}\right)^3 = 42325.3$
Nuclei in synapsis	27	(16,55,	diameter)	19—15	—	
Tapetum (multinucleate)	103	19.2	22.8	35—10	38—12	$(19.2)^2 \times 22.8 = 8404.99$
" "	14	20.0	25.0	—	—	

In all the tissues measurements were taken in two directions in the plane of section, giving the length and the breadth of the cell. In all the tissues examined except the pollen mother cells, the cells were usually roughly rectangular in cross section so that the direction of measurement was thus determined. The pollen mother cells are usually nearly isodiametric or roughly spherical in outline, but frequently one diameter is greater than the other, so that two measurements were also taken of these, one being the long diameter, and the other the diameter approximately at right angles to this, which is usually the shortest diameter. An average of these two was taken to represent approximately the average diameter of the mother cells. The margin of error is probably larger in these than in the rectangular epidermal cells.

In another series of measurements of the mother cells only one dimension, the greatest diameter, was taken. Reference to the table will show that this series agrees very closely with the other. In most cases two series of measurements, made at widely separated times, are given, and they are nearly all consistent with each other, indicating that the numbers of measurements are large enough to give fairly accurate and reliable data. The records of individual measurements, from which this table is constructed, are preserved for reference and could be used in plotting curves of variability, etc. But a statement of the range of variability in each case, as is given in the table, is all that is necessary in the present connection (Table I).

An examination of the table brings out many interesting facts. In the first place in every tissue compared the average dimensions and volume of the cells is larger in *O. gigas* than in *O. Lamarckiana*. But further, the amount of difference varies markedly for different tissues. Some apparently following Boveri's law and others departing rather widely from it. The relative volumes of the cells were not computed until the observations and measurements were completed, so that no preconceived idea could have come in to affect the results in this regard. It will be seen, however, that most of the ratios (Table II) approach remarkably near to whole numbers or simple fractions such as $^1/_2$ or $^2/_3$. Whether these fractions have any particular meaning cannot be stated at the present time.

In computing the average volume of the cells from their average dimensions two formulae were used. For rectangular cells, such

as the epidermal, the volume was reckoned as the product of its three dimensions, two of which were known from observation and the third assumed to be equal to one of the others. For example, in the case of the petal epidermis the average dimension (8.7), measured parallel to the surface of the petal as seen in the longitudinal section is called "length", the average dimension (14.8) perpendicular to the surface is called "width"; and the third dimension is held to be 8.7, because in surface view epidermal cells are usually approximately isodiametric. The volume of the nuclei was obtained by the formula $^4/_3 \pi r^3$, the diameter of each nucleus being obtained as the average of two measurements at right angles to each other. Usually the nuclei are nearly spherical, so that the results for the nuclei are probably more accurate than for the cells, which are not usually exactly rectangular. In the case of the pollen

Table II.

Relative volumes of cells, *Lamarckiana* : *Gigas*.

Computed from Table I.

Petal epidermis	1 : 1.96
Stigma cells	1 : 3.05
Anther epidermis	1 : 3.837
Inner wall cells of anthers	1 : 3.67
Pollen mother cells during reduction	1 : 1.507
Pollen mother cells in synapsis	1 : 1.506
Nuclei in synapsis	1 : 2.16
Nuclei in synapsis (surface area)	1 : 1.67
Tapetum (multinucleate)	1 : 1.44

Table III.

Increase in dimensions of cells of *Gigas*, calculated from Table I.

	Length increased	Width increased
Petal epidermis	18.4%	39.8 %
Stigma cells	51.9%	32.2 %
Anther epidermis	72.8%	28.4 %
Inner wall cells of anther	57.7%	48.06%
Pollen mother cells during reduction	10.9%	10.3 %
Pollen mother cells in synapsis	4.8% [1]	25.4 % [1]

[1] This discrepancy probably results from the small number of measurements.

mother cells it was believed to be more accurate to treat the cell as a sphere, taking the average of the two dimensions as its diameter. The result differs but little, however, if the volume is computed as in the epidermal cells, squaring the longer dimension and multiplying by the shorter (Tables II and III).

Comparing the volumes of the cells in *gigas* and *Lamarckiana* in the petal epidermis they are seen to be almost exactly 2 : 1, in complete harmony with Boveri's law. The surface cells of the stigma, however, are almost exactly 3 : 1 on the same basis of computation. Of course it must be recognized that owing to deviations of the cells from the rectangular shape as well as variations in the unmeasured dimension of the cells, the ratio can probably be regarded only as approximate. Nevertheless, such a great difference in cell size as indicated by the ratio of 3 : 1 instead of 2 : 1 shows that these size relationships must vary in different tissues. It is probably safe to say that the cells of the petal epidermis are approximately twice as large in *gigas* as in *Lamarckiana*, while the surface cells of the stigma are approximately three times as large. An explanation of such differences can only be suggested. It is probably due either to a difference in the size of the chromosomes in stigma and petal of an individual (which would result in a change in the Kernplasma relation) or to an independent change in the Kernplasma relation without a change in the size of the chromosomes, or to both. The chromosomes of the pollen mother cells are very much larger in Oenothera, as is usually the case in plants, than those of the somatic cells. It is probable that less marked differences in chromosome size also occur in different somatic tissues, though I have not made measurements to determine this. Neither have extensive counts of the number of chromosomes in the somatic cells been undertaken, but when such counts have been made in flower tissues I have always found them to be the same as in the pollen mother cells, so that the number is probably in most cases quite constant in these tissues. The tapetum however is an exception, as these cells soon become multinucleate and the late nuclear divisions are frequently amitotic.

Further measurements of the nuclei of these tissues have not been made, to determine whether the Kernplasma relation is different in different somatic tissues, or whether as is more likely, the sizes of nucleus and cell vary together. If the latter alternative

be true, the question remains whether the size of the individual chromosomes determines the size of the nucleus and cell in different tissues, or whether, as seems more probable, some common regulative factor dependent upon the nature of the metabolic processes and the extent of the surfaces of exchange between chromosomes, nucleus, and cytoplasm, determines all three in the different tissues of a given species.

In the outer wall layer, or epidermal layer of the anther, there is the greatest difference in the cell size that has been observed between the two forms, the relation approaching 4 : 1. The cells designated the "inner wall of the anther" belong to the first row inside the epidermal layer. They are regularly placed and fairly rectangular in outline. The relationship here between *gigas* and *Lamarckiana* works out exactly $3^2/_3 : 1$. In the case of the tapetum, the cells being multinucleate, it might be expected that their size relationships in the two forms would be considerably disturbed, but this is not markedly the case; for while the ratio is 1.44 : 1 in the multinucleate tapetum, it is 1.50 : 1 in the pollen mother cells both in synapsis and during the reduction divisions.

It is noteworthy that in the pollen mother cells, although there is considerable growth between the time of synapsis and the two reduction divisions, yet at both these periods the ratio of the cell volumes in the two forms is not 2 : 1 but 1.50 : 1.

In a single case the sizes of the nuclei were measured. Nuclei in the typical synapsis state were compared, when the spirem is closely compacted into a ball. The surfaces of the nuclei, estimated from the formula $4\pi r^2$, were found to be in the ratio $1^2/_3 : 1$. The volumes of the nuclei, however, using the formula $\frac{4}{3}\pi r^3$, were found to be very nearly 2 : 1.

Thus it will be seen that while in every case the nuclei and cells were undoubtedly larger in *O. gigas* than in the corresponding cells of *O. Lamarckiana,* yet the ratio varied within wide limits, falling in with Boveri's law in some cases and departing rather widely from it in others. Some of these departures may be due in part to errors in the method of observation, oblique sections of cells, etc., but they cannot all be accounted for in this manner. The writer hopes to eliminate some of these sources of error in a more extensive series of measurements which will include various individuals and a wider range of tissues in several of the mutants. But it is believed that even here the error is not large.

Discussion.

I. History of O. gigas.

The fact that *O. gigas* has double the number of chromosomes in the parent form, *O. Lamarckiana*, (at least in all individuals in which a count has been made) shows that its method of origin has been different from that of any other Oenothera mutant so far examined, and the chromosome number of nearly all is now known. That this form comes in a different category from the other mutants is also emphasized by the extreme rarity of its occurrence as a mutant. Only seven individuals have ever appeared in all cultures of which accounts have been published. The original specimen was a mutant from *O. Lamarckiana* (De Vries 1901, I p. 157). *Gigas* has since appeared as a mutant from *O. Lamarckiana*, once in MacDougal's cultures (1907 p. 10), and three times in the cultures of Schouten (1908 p. 52), a pupil of DeVries, from commercial seed. It appeared on two other occasions in DeVries' garden; once in 1898 as a mutant from *O. sublinearis* (1901, I p. 231) and once in 1899 from *O. lata* × *O. hirtella*. Neither of these plants matured and there may perhaps be some doubt as to whether they were actually the same form.

The history of the first *gigas* individual was carefully recorded by Professor DeVries (l. c., I p. 159). It appeared in 1898 in a lot of 32 rosettes which had been selected by him from a large number, whose ancestors had been pure *Lamarckiana* for three generations. The numbers of *Lamarckiana* plants furnishing seed for these three generations were respectively 9, 6, and 10, so that they were carefully scrutinized and the presence of a previous specimen of *gigas* among them would have been detected.

This individual of *O. gigas* Professor DeVries found to breed true in its offspring, although exhibiting a wide range of variability, particularly in its leaf characters. In 1897, 450 plants were produced from this individual, all being like the parent, but one which was dwarfed — *O. gigas nanella* (l. c., I p. 160). One plant in 1899 was wholly sterile after repeated artificial pollination (l. c., II p. 59). In the culture of *O. gigas* by Schouten (1908), 24 *O. gigas nanella* appeared in 1906 (p. 58), a total of 2 per cent. of the individuals. A similar culture in 1907 gave (p. 94) nearly 2 per cent. *O. gigas nanella*, 1 plant *O. gigas lata* (?) and 1 plant *O. laevifolia*. This last

is rather surprising since I have recently found (GATES 1909) that *O. laevifolia* has 14 chromosomes[1]. The quality of dwarfness in *O. nanella* is not connected with the chromosome number for this form has the same number of chromosomes as *Lamarckiana* (GATES 1907c).

One further interesting fact shown by the cultures of DEVRIES (l. c., II p. 420) is that when *O. Lamarckiana* is pollinated from *O. gigas* the plants (about 60 specimens developed) all have the *O. gigas* characters. DEVRIES interpreted this result as due to prepotency of the *gigas* parent, because the pollen was taken from a plant just beginning to bloom while the *Lamarckiana* plant was nearly through blooming. But all the hybrids would presumably have 21 chromosomes, and this is probably a case in which the *gigas* characters dominate in the F_I, all the plants having the *gigas* characters, although they might be expected to be somewhat smaller than pure *gigas*. On the other hand, mutants with fourteen chromosomes when crossed with *Lamarckiana* usually give alternative inheritance, both parental types appearing in the F_I. The different behavior in hybridization further emphasizes the fact that *gigas* comes in a different category from the other mutants.

II. Size of cells and nuclei.

In 1905 BOVERI made a study of the size relations of cells and nuclei in Sea-Urchin larvae containing x, $2x$, and $4x$ numbers of chromosomes, the x larvae being obtained by artificial parthenogenesis or by fertilization of an enucleated egg fragment, and the $4x$ larvae by shaking the eggs shortly after fertilization. This produces a monaster instead of an amphiaster, the chromosomes dividing, but failing to separate and remaining in one nucleus. Later divisions of this nucleus show the $4x$ number of chromosomes (1904 p. 15). From comparative measurements in these larvae, BOVERI formulated the law (1900 p. 43) "The surface of the nuclei is directly proportionate to the chromosome number and hence to the chromatin mass". Further (l. c., p. 48) that "The cell number of sea-urchin larvae is inversely proportional to the contained number of chromosomes". And finally, since the eggs are of the same size

[1]) The suggestion lies at hand that this *O. laevifolia* individual may have developed from a reduced egg of *O. gigas* parthenogenetically.

and in the larvae cleavage without growth takes place, he deduced the law that "The cell-size in sea-urchin larvae is directly proportional to the number of chromosomes". This being the case it follows that "With increase in chromosome number the nuclear volume grows faster than the corresponding cell volume".

The conspicuous cell walls in plants makes it easy to measure the size of the cells directly, and as already seen, the results obtained in *O. gigas* are partly in agreement with Boveri's law and partly at variance with it, the relative cell size being in one tissue 2 : 1, but oftener 1.5 : 1, and in some tissues 3 : 1 or even nearly 4 : 1.

Boveri concluded (l. c., p. 59) that the chromatin is non-regulable and, in case of decrease, unregenerable, the protoplasm on the contrary offering the fullest regulative activity. This of course places the chromatin in a special position among cell constituents. The Kernplasma relation, or the proportion between nuclear mass and protoplasm mass, was considered to be a constant (p. 68).

Erdmann (1908) in a recent paper regards the matter in another light. She studied the effect of temperature on cell size in sea-urchin larvae at temperatures respectively of 20° C., 15° C., and 10° C., finding the relative sizes to be 1 : 1.4 : 2.8. The chromatin volume also varies with the temperature. Although there was increase in chromatin, the chromosomes were found to diminish in size from cleavage to cleavage, those of the pluteus having only about $^1/_{40}$ the volume of the chromosomes on the cleavage spindle.

Boveri's final statement of his law (1905 p. 74) is as follows: »Die Größe der Larvenzellen ist eine Funktion der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge, und zwar ist das Zellvolumen der Chromosomenzahl direkt proportional.« Erdmann's measurements confirm the first part of this, but she concludes that the mass itself, and not the number, is the factor concerned. But in *O. gigas* the number of chromosomes has been doubled and direct measurements show that the larger cells and nuclei result[1]).

Erdmann further shows that the ratio $\frac{\text{chromatin mass}}{\text{nuclear surface}}$ varies with the temperature and the stage of development while the chromosome number remains constant. For instance, in the blastula

[1]) Perhaps it would be more accurate to say that the doubling of the chromosomes and the increase in cytoplasm occurred simultaneously.

stage in the cold culture this ratio is 1 : 5 and in the warm culture 1 : 2. At higher temperature development is more rapid and the size of cells, nuclei, and chromosomes is smaller. The Kernplasma relation is therefore constantly changing, as might be expected, according to the stage of development and the conditions of development. The size of the chromosomes depends in part upon the length of time between mitoses, which in turn is dependent upon the external conditions and the reaction velocity of the organism; and the cell volume is determined approximately by the chromatin mass, which is in turn conditioned by the plasma mass of the egg before cleavage. The cell size is approximately proportional to the chromatin mass.

However, in the case of *O. gigas* it cannot be doubted that the larger sized cells result from the doubling in the number of chromosomes, and this case closely parallels BOVERI's case of diplokaryotic larvae. The double chromosome number, and not merely the mass, is the determining factor, for these chromosomes maintain their identity in their descendants throughout the life history. Thus it is clear that, however the size relations of chromosomes, nuclei and cells may change in different tissues and under different conditions of development, given a double set of chromosomes at any stage, under the same conditions, and a new set of Kernplasma relations arises at once and persists like the double number of chromosomes.

This appears to the writer to be a cogent argument for the genetic continuity of chromosomes from generation to generation. The fact that the double number appears suddenly and persists is a strong indication of some form of individuality. According to FICK (1906) the constancy in the number of chromosomes is to be accounted for by assuming that this number is merely the "best tactical arrangement" for the material of the nucleus. But if this is the case, why should the "best tactical arrangement" suddenly change from 14 to 28? To say that a certain number of chromosomes is the best tactical arrangement only gives the false appearance of an explanation, for in reality it explains nothing.

Again, why in all hybrids whose parents have different numbers of chromosomes, is the number the exact sum of those in the gametes which united to form the hybrid individual? The cases of *Drosera longifolia* ($x = 20$) $\times$ *D. rotundifolia* ($x = 10$) (ROSENBERG

1904), *Oenothera lata* ($x = 7$) $\times$ *O. gigas* ($x = 14$)[1]) (Gates 1908a) and *Ascaris megalocephala bivalens* ($x = 2$) $\times$ *A. meg. univalens* ($x = 1$) (Herla, 1893, Zoja, 1895) are to the point. To say that the number of chromosomes is the average between those in the somatic cells of the parents explains nothing. True, the chromatin mass of the hybrid will be intermediate between those of the parents. But this leaves unexplained the further fact that the number of bodies is the exact sum of those in the particular germ cells from which the hybrid arose. The only adequate explanation of this fact is that in such cases the chromosomes maintain some sort of morphological or physiological independence throughout the life cycle of the organism, descendants of each of the chromosomes which entered the zygote appearing finally in its germ cells. Furthermore, according to Rosenberg, in the Drosera hybrid the chromosomes are of two sizes corresponding to the chromosomes of the parents from which they were derived; and Moenkhaus (1904) has shown similar differences in the chromosomes of certain hybrid fish embryos.

Farmer and Digby (1907), in a study of apogamy and apospory in Ferns, made a comparison of the size of the cells and nuclei of the prothallium, and the antherozoids. In *Athyrium Filix-foemina* and three of its varieties, they found that the measurements were successively larger in the three varieties than in the species and that there was a corresponding increase in the number of chromosomes, the numbers for the species and its varieties being estimated at 76—80, 84, 90, and 100 respectively. On the contrary, another fern, *Lastrea pseudo-mas,* and three of its varieties only partly followed this rule. In one variety in particular the cells and nuclei were smaller although the chromosomes were more numerous than in the type. It should be said, however, that the chromosome numbers in the Ferns are high and these counts were in many cases inexact approximations.

A comparison of sporophytes with gametophytes as regards the size of their cells and nuclei would be interesting in this connection, but usually the tissues of the two are so unlike that there is not a sufficient basis for comparison. However, in the Algae, and particularly the Rhodophyceae, the sporophyte and gametophyte are not

---

[1]) One plant in this cross was found to have 20 chromosomes instead of 21, but a simple explanation for this has already been given. (Gates 1908b, p. 28.)

unlike and are indeed often indistinguishable except by the reproductive organs they bear. This is the case with the genus Polysiphonia. YAMANOUCHI, who worked out the life history of *P. violacea* (1906) with great detail, and determined the alternation of generations, informs me that there is no constant difference between the sporophytic and sexual plants in the size of cells or nuclei, although one has 40 chromosomes and the other 20. And I found from observation of species of Polysiphonia at WOODS HOLL, Mass., that the tetrasporic plants, with 40 chromosomes, are no larger or stouter than the antheridial or carposporic plants, which have 20 chromosomes. YAMANOUCHI showed that reduction takes place during tetraspore formation, the tetraspores germinating to produce carposporic or antheridial plants. The fact that there is no difference, either in size of cells or of individuals, between tetrasporic and sexual plants, shows that there is some physiological readjustment without alteration in the kernplasma relation at the two critical phases of fertilization and reduction.

This evidence all indicates that a doubling of the chromosomes may or may not be accompanied by an increase in the size of the nuclei and cells. In the case of Polysiphonia there is no change in the size of the cells but instead an internal physiological readjustment, so that the gametophytic and sporophytic plants are indistinguishable except in the reproductive organs they bear. In *O. gigas* on the other hand, in which there is an external change, in the increased size of cells and nuclei, this in itself points to the absence of any internal readjustment of this sort.

III. Size of O. gigas.

O. Gigas is conspicuously larger and stouter in nearly all its parts than *O. Lamarckiana* or any of the other mutants. The leaves are in many cases very broad though they vary widely in shape, and they appear to be thicker than in *Lamarckiana*. The stems are stouter and much more thickly covered with leaves, while the internodes are shorter and the leaves are more closely pressed against the stem (DE VRIES 1901, I p. 158). The buds and petals are conspicuously larger but the capsules are short and thick. The seeds are very large.

The series of measurements tabulated in Table IV, taken from MAC DOUGAL (1905 and 1907), give a basis for comparison of the

Table IV.

Size of flower parts in several mutants of Oenothera.

	Length of bud cone	Length of hypanthium	Length of sepals	Length of free sepal tips	Length of capsule	Thickness of capsule	Length of petals	Breadth of petals	Length of filaments	Length of anthers	Length of stigma lobes
O. gigas . .	35 mm	40–45 mm	40–45 mm	{6–7 mm[1] {8–9 "	about 20 mm	7–8 mm	45–50 mm	about 60 mm[2]	18–20 mm	15–16 mm	6–7 mm
O. lata . . .	20 "	35 "	—	4–5 "	13 "	6–7 "	35–40 "	45–50 "	18–20 "	about 8 "	6–7 "
O. oblonga .	—	30 "	—	3–5 "	22–26 "	6–7 "	30 "	40 "	15 "	8 "	about 5 mm
O. albida . .	30 "	40 "	—	6 "	35 "	5–6 "	35–40 "	40–50 "	20–30 "	12 "	5 "
O. scintillans	15–20 "	30 "	25 "	5 "	—	—	25 "	30 "	15–18 "	7–8 "	4–5 "
O. brevistylis	25 "	—	—	—	15–18 "	6–7 "	40–50 "	40 "	20 "	10 "	—

[1]) Both measurements given.
[2]) De Vries l. c. I. p. 227

size of flower parts. These measurements were not intended to be statistically accurate nor to include the whole range of variation, but are sufficient for the present comparison. It will be seen that the measurements are larger for *O. gigas* in all but three cases, which are length of filament, length of stigma lobes, and length of capsule. It also appears that in *O. gigas* the anthers are approximately twice their length in most of the other forms. From Table III it will be seen that the average "length"[1] of the epidermal cells of the anther in *gigas* is an increase of 72.8 % over their "length" in *Lamarckiana*, while the average "width" of these cells is only increased 28.4%. Similarly the stigma cells show a greater proportionate increase in length than in width. But in the petal epidermis the cells show a greater increase in width than in length.

It is probable then that the number of cells in the two anthers is approximately the same, and the greater length of the anther in *gigas* is accounted for by the greater length of the individual cells. There is evidently some regulative factor determining that the increase in "length" of the epidermal cells shall be greater than the increase in their "width" in the anther epidermis, but less in the petal epidermis. In other words, the cells are not simply larger in all their dimensions, but the increase has been greater in one dimension than in another, resulting in a change in the relative dimensions of the cells. This in all probability accounts for the altered shape of some of the organs, such as the leaves and capsules. Whether this change in the relative dimensions of the cells in certain tissues results from the fact that the cells, being larger, require readjustment in dimensions, or whether this readjustment is due to separate factors in the plant acting during development, cannot be determined at present. But it is at least possible, that the only original change was in the doubling of the chromosome number, the larger nuclei, cells and organs and secondly the changed size relations of the cells and hence the changes in the shape of certain organs, all resulting from or being correlated with this initial doubling in the number of chromosomes. In *O. gigas* we have an organism built of bricks which are larger and whose relative dimensions are also altered in some cases. These two factors will apparently account

[1] The terms "length" and "width" for the epidermal cells are here used in the sense defined earlier.

for all the differences between *O. gigas* and *O. Lamarckiana*, and the second factor may be one merely of readjustment consequent upon the first. It is probable that the number of cells is approximately the same in both cases.

IV. Origin of the 4 X number.

There are several interesting possibilities as to the origin of the 28 chromosomes in *O. gigas*, and it must be remembered that the occurrence we have to account for is a comparatively rare one, due to a departure from the ordinary life cycle of *O. Lamarckiana*. de Vries describes the appearance of a mutation as resulting from the union of a "mutated" germ cell with an ordinary germ cell. However this view can scarcely apply in this case, since, although it is possible that germ cells may occasionally be produced with the unreduced number of chromosomes, fertilization with such a germ cell would produce an organism with 21 instead of 28 chromosomes. The possibilities of two such unreduced germ cells — an egg and a sperm — getting together in fertilization are very remote. Moreover, no instances of this sort are known, and if this were the method of origin one would also expect to find mutants occurring with 21 chromosomes.

It therefore seems much more probable that the double number of chromosomes originated in some other manner, either at the time of fertilization or shortly afterwards. 1. Four nuclei may have fused in the embryo sac at the time of fertilization, giving a fusion nucleus having 28 chromosomes, from which the embryo developed. No parallel for this is known at the present time, although Treub (1898) and Lotsy (1899) described a "pseudembryo" originating from the upper endosperm nucleus in the embryo sac of Balanophora. This embryo sac is probably formed without reduction, the egg and synergids degenerating without fertilization. 2. It is possible that in the young embryo soon after fertilization, or in the fertilized egg itself, the nucleus failed to complete its division, forming something similar to a monaster, the daughter chromosomes afterwards forming a single nucleus. That the descendants of such a nucleus would have the double number of chromosomes is shown by the experimental work of Němec (1906) and others in plants, and of Boveri in animals. Lillie (1902 and 1906) has also shown that by treatment with KCl and by other means the chromosomes in the egg of the annelid

Table V.

	Reproduction	Chromosomes Gameto-phyte	Sporo-phyte	Author
		Seed-plants		
Alchemilla arvensis . . .	Fertilized	16	32	Murbeck 1901
A. grossidens	„	16	32	Strasburger 1905
A. cuneata	„	(16)	32	„
Eualchemillas (several spp.)	Apogamous	32	64	„
Antennaria dioica	Fertilized	12—14	24—28	Juel 1900
A. alpina	Parthenogenetic	—	45—50	„
Drosera rotundifolia . . .	Fertilized	10	20	Rosenberg 1903
D. longifolia	„	20	40 (smaller)	„
Hieracium auricula . . .	„	9	18	„ 1907
H. venosum (usually) . . .	„	7	(14)	„
H. excellens	Partly apogamous and aposporous	17	34	„
H. flagellare	Apogamous	21	about 42	„
H. umbellatum	Fertilized	9	18	Juel 1905
		Ferns		
7 spp. Polypodiaceae . .	—	32	about 64	Gregory 1904
Scolopendrium vulgare . .	—	32	64	Stevens 1898
Cystopteris fragilis . . .	—	32	64	„
Pteris aquilina	—	32	64	„
Nephrodium molle	Fertilized	64 or 66	128 or 132	Yamanouchi 1908
„ „ . . .	Induced apogamy	64 or 66	64 or 66	„
Athyrium Filix-foemina .	Fertilized	38—40	76—80	Farmer and Digby 1907
A. F. var. *clarissima*, Bolton	Aposporous and apogamous	84	84	„
A. F. var. *clarissima*, Jones	„	90	90	„
A. F. var. *unco-glomeratum* Stansfield	„	100	100	„
Lastrea pseudo-mas . . .	Fertilized	72	144	„
L. p. var. *polydactyla*, Wills	Apogamous and aposporous	64—66	132	„
L. p. var. *polydactyla*, Dadds	Apogamous	90 ?	130 ?	„
L. p. var. *cristata apospora*, Druery	Aposporous and apogamous	60	66 ?	„
Marsilia Drummondii . .	Apogamous	32	32	Strasburger 1907
M. vestita	Fertilized	16	32	„
M. quadrifolia	„	16	32	„
M. elata	„	16	32	„
M. hirsuta	„	16	32	„

Chaetopterus can be made to divide successively many times, without cleavage or the formation of separate nuclei. And zur Strassen (1898) found that the fusion of eggs of *Ascaris* may be brought about while the chromosomes maintain their independence, as shown by the number of chromosomes in the cleavage of such giant embryos.

While there is at present no direct evidence, this last alternative, namely, that the double number of chromosomes arose from a division of the chromosomes unaccompanied by nuclear or cell division, soon after fertilization seems perhaps the most likely.

The more recent cytological investigations in plants have revealed a number of genera in which some species have approximately or exactly double the number of chromosomes in closely related species. While the history of the forms having the doubled number of chromosomes is unknown, the suggestion is obvious that some of them at least have originated in a manner analogous to the origin of *O. gigas* from *O. Lamarckiana.* It is further of interest that in many cases the species having the higher numbers of chromosomes show some condition of apogamy or apospory. It would be of value to know whether the size relations of any of these species are the same as in the case of *gigas* and *Lamarckiana.* A partial list of these species is given in Table V.

It will be seen that in the genera Alchemilla, Antennaria and Hieracium, in the apogamous species the sporophyte number of chromosomes is about twice that in the normally fertilized species. In Marsilia, however, this is not the case. In the Polypodiaceae (ferns) the chromosome counts show that the common number of chromosomes is 64 ($2x$), while in the apogamous species the numbers are invariably higher, although apparently not always double. The admirable account of apogamy in *Nephrodium Molle*, by Yamanouchi (1908) shows that in the normal life cycle of this fern the sporophyte number of chromosomes is 128 or 132, but under certain conditions of the prothallia apogamy may be induced, in which case a sporophyte is produced directly by vegetative outgrowth from the gametophyte, having 64 or 66 chromosomes. This is the reduced number for this species, but the $4x$ number for many of the Polypodiaceae that are normally fertilized [See Stevens (1898) and Gregory (1904)]. This makes it probable that a previous doubling had taken place in *N. Molle*, similar to the one which is known to have occurred in the case of *O. gigas.* This would explain why a sporophyte can now

be developed with 64 chromosomes, because it is a return to the original $2x$ number. It would be interesting to make comparative measurements of cell size in some of these forms with $4x$ chromosomes, as well as to compare the statures of the adult plants. This would doubtless aid in analyzing their relationship.

The fact that apogamy is so frequently associated with the $4x$ number of chromosomes in a species, suggests some causal relation between the two facts. It is not impossible that *O. gigas* itself may develope signs of apogamy.

V. Evolutionary status.

It is probable that species have originated in nature from time to time by a doubling in the chromosome number, such as has occurred in the case of *O. gigas*. It is not likely however that this has been a common occurrence. Rather is it more of the nature of an accident, or rather, an incident, among evolutionary phenomena. This emphasizes the necessity of distinguishing between species-origin and evolution, two things which are frequently held to be synonomous. It is not evident that the origin of a particular new form in a particular manner has any necessary bearing on the general processes or trends of evolution in the group to which it belongs. In some groups of organisms, such as the Gymnosperms, the chromosome number (24) remains constant practically throughout the group, while in such groups as the Insecta and certain genera of Dicotyledons, some of which have already been cited, the number varies greatly within a single genus. This shows that species-formation, and evolution may go on for long periods without the chromosome number being affected, while the condition in the Insects would rather indicate a great amount of chromosome change in some not remote period.

The doubling of the chromosome number in *O. gigas* is to be looked upon merely as a duplication of the chromosome set already present in *O. Lamarckiana*. There is no evidence that any new unit characters have been added or that any thing really new[1]) has come into the germ plasm. The sudden doubling, however it happened, led to numerous readjustments during ontogeny, and it is not certain that there is any difference between *gigas* and *Lamarckiana* which cannot be explained on this basis[2]).

1) In the sense of being additional.

2) The possibility must, however, be recognized, that other changes took place at the same time as the doubling of the chromosomes.

The hypothesis that such new units originated in some mysterious manner in the germ plasm of *O. Lamarckiana* and finally gave rise suddenly to the new form, *O. gigas*, seems to the writer an unphilosophical and unnecessary assumption with no facts to support it. An investigation of the size changes of the cells following on the production of the tetraploid number of chromosomes, certainly throws light on many of the external changes in *O. gigas*, which were previously obscure, and further indicates the failure of the premutation hypothesis of DE VRIES to be of lasting value as a method of explanation.

Summary.

1. *Oenothera gigas* has double the number of chromosomes present in *O. Lamarckiana* and the other mutants so far examined, i. e. 28, with perhaps 29 in certain individuals.

2. The reduction phenomena so far as observed are similar to those in the other mutants. The first reduction division separates whole chromosomes. The second separates in some cases the longitudinal halves of these, but there are indications that in certain cases the second division may be transverse.

3. Measurements show that the cells in *O. gigas* are conspicuously larger than in *O. Lamarckiana*. In the case of the epidermal layer of the petals this relationship is almost exactly 2 : 1, which is in exact accordance with BOVERI's law for size of cells in sea-urchin larvae. In other tissues, however, the relative cell volumes of the two forms are different, e. g., in the surface cells of the stigma about 3 : 1 and in the pollen mother cells 1,50 : 1. Thus while the cells of *O. gigas* are larger in every tissue examined, yet the percentage of increase varies greatly in different tissues. The larger cells doubtless account for the greater stature of this mutant. The comparative volumes of the nuclei of the pollen mother cells during synapsis were about 2 : 1.

It is also found that the cells of *O. gigas* are not increased equally in all dimensions e. g., the epidermal cells of the anther of *O. gigas* show an increase in length of 72,8 % over *O. Lamarckiana*, while the increase in width is only 28,4 %. This will account for the change in shape of some organs.

4. These two factors, (a) increase in nuclear and cell size consequent upon or coincident with the doubling in the chromosome number, and (b) change in the relative dimensions of the cells in some cases,

will apparently account for all the differences between *O. gigas* and *O. Lamarckiana.* There is no evidence of the presence of new or additional unit characters in *O. gigas*, but the duplication in the set of chromosomes may be the only primary change.

5. It is considered that the facts strongly support the view of the independence and genetic continuity of the chromosomes in Oenothera from generation to generation, whatever may be their rôle in heredity. They also indicate the correctness of Boveri's view that chromosome number and not merely chromatin mass, is a factor in determining the size of cells.

6. Examination of the evidence in other cases shows that a doubling in the number of chromosomes in a cell may or may not be accompanied by an increase in nuclear and cell size. Where there is no such increase this implies an accompanying internal or physiological readjustment. This makes it more probable that the primary change in the case of *O. gigas* was a duplication in the set of chromosomes.

7. It is considered most likely that the double number of chromosomes in *O. gigas* originated soon after fertilization, by the failure of a nucleus to complete its division after the chromosomes had divided, a condition comparable to the monasters of Boveri.

8. There are various instances among plants, of closely related species one of which has twice as many chromosomes as the other. Some of these have probably originated in a manner analogous to the origin of *O. gigas* from *O. Lamarckiana.* This cannot be a common method of species formation, however, and bears no necessary relation to the general processes of evolution in the group. It appears to be rather of the nature of an incident among evolutionary phenomena.

Literature cited.

Boveri, Th. 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena. 130 S. 75 Fig.

—— 1905. Zellenstudien V. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena. 80 S. 2 Taf. 7 Fig.

De Vries, Hugo. 1901. Die Mutationstheorie. Leipzig. Bd. I.

—— 1903. Bd. II.

Erdmann, Rh. 1908. Experimentelle Untersuchung der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei. Arch. f. Zellforschung 2.

Farmer, J. B., and Digby, L. 1907. Studies in apospory aud apogamy in ferns. Annals of Botany 21 : 161—199. Taf. 16—20.

Fick, R, 1906. Vererbungsfragen, Reduktions- nud Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebn. Anat. u. Entwickl. 16 : 1—140.

Gates, R. R. 1907a. Pollen development in hybrids of Oenothera lata × O. Lamarckiana, and its relation to Mutation. Bot. Gazette 43 : 81—115. pls. 2—4.

—— 1907b. Hybridization and germ cells of Oenothera mutants. Bot. Gazette 44 : 1—21. figs. 3.

—— 1907c. Seventh Internat. Zool. Congress, Boston, Mass.

—— 1908a. The chromosomes of Oenothera. Science, N. S. 27 : 193—195. Jan. 31.

—— 1908b. A study of reduction in Oenothera rubrinervis. Bot. Gazette 46 : 1—34. pls. 1—3.

—— 1909. Further studies of Oenotheran cytology. Science, N. S. 29 : 269.

Gregory, R. P. 1904. Spore-formation in Leptosporangiate ferns. Annals of Botany 18 : 445—458. pls. 31. fig. 1.

Herla, V. 1893. Étude des variations de la mitose chez l'ascaride mégalocéphale. Arch. de Biol. 13 : 423—520. pls. 15—19.

Juel, H. O. 1900. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. K. Svenska Vet. Ak. Handl. 33 : Nr. 5. 59 S. 6 Taf.

—— 1905. Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und audern Cichorieen. Svenska Vet. Ak. Handl. 39 : Nr. 4. 21 S. 3 Taf.

Lillie, F. R. 1902. Differentiation without cleavage in the egg of the annelid Chaetopterus pergamentaceus. Arch. f. Entw.-Mech. 14 : 477—499. pls. 27—28.

—— 1906. Observations and experimeuts concerning the elementary phenomena of embryonic development in Chaetopterus. Journ. Exp. Zool. 3 : 153—268. pl. 1. figs. 78.

Lotsy, J. P. 1899. Balanophora globosa Juugh. Eine wenigstens örtlich-verwitwete Pflanze. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg II. 1 : 174—186. Taf. 26—29.

Lutz, Anne M. 1907. A preliminary note on the chromosomes of Oenothera Lamarckiana and one of its mutants, O. gigas. Science. N. S. 26 : 151—152. 2 figs. Aug. 2.

—— 1908. Chromosomes of the somatic cells of the Oenotheras. Science. N. S. 27 : 335.

Mac Dougal, D. T. Assisted by A. M. Vail, G. H. Shull and J. K. Small, 1905. Mutants and hybrids of the Oenotheras. Carnegie Institution Pub. No. 24. pp. 57. figs. 13. pls. 22.

Mac Dougal, D. T., Vail, A. M., and Shull, G. H. 1907. Mutations, variations, and relationships of the Oenotheras. Carnegie Institution Pub. No. 81. pp. 92. figs. 73. pls. 22.

Moenkhaus, Wm. J. 1904. The development of the hybrids between Fundulus heteroclitus and Menidia notata with especial reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin. Amer. Journ. Anat. 3 : 29—64. 4 pls.

Montgomery, T. H., Jr. 1901a. A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Trans. Am. Phil. Soc. 20 : 154—236. pls. 4—8.

MONTGOMERY, T. H. Jr. 1901 b. The significauce of the synapsis stage of the germ-cells. Biol. Bull. 2 : 342—343.
MURBECK, S. 1901. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Årsskrift 36[2] : No. 7. 46 S. 6 Taf.
NEMEC, B. 1906. Über die Bedeutung der Chromosomenzahl. Bull. intern. de l'Akad. Sc. de Bohême. 10 : 1—4.
ROSENBERG, O. 1903. Das Verhalten der Chromosomen iu einer hybriden Pflanze. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 21 : 110—119.
—— 1904. Über die Tetradenteiluug eines Droserabastardes. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 22 : 47—53. Taf. 4.
—— 1907. Cytological studies on the apogamy in Hieracium. Botanisk Tidsskrift 28 : 143—170. figs. 13. pls. 1—2.
SCHOUTEN, A. R. 1908. Mutabiliteit en Variabiliteit. Groningen. pp. 196. tables 48.
STEVENS, WM. C. 1898. Über Chromosomenteilung bei der Sporenbildung der Farne. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 16 : 261—265. Taf. 15.
STRASBURGER, E. 1905. Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. Wiss. Bot. 41 : 88—164. Taf. 1—4.
—— 1907. Apogamie bei Marsilia. Flora 97 : 123—191. Taf. 3—8.
ZUR STRASSEN, O. L. 1898. Über die Riesenbildung bei Ascariseiern. Arch. f. Entw.-Mech. 7 : 642—676. Taf. 16—17. 9 Fig.
TREUB, M. 1898. L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata, Bl. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. 15 : 1—22. pls. 1—8.
YAMANOUCHI, S., 1906. The life history of Polysiphonia violacea. Bot. Gazette 42 : 401—449. pls. 19—28. 3 diagrams.
—— 1908. Apogamy in Nephrodium. Bot. Gazette 45 : 289—318. pls. 9—10. figs. 3.
ZOJA, R. 1895. Sulla indipenza della chromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. Anat. Auz. 11 : 289—293.

Explanation of plates XXIX and XXX.

The figures were drawn with the aid of a BAUSCH and LOMB camera lucida. The lenses used were a ZEISS apochromat objective 2 mm ap. 1.30 with a ZEISS compensating ocular 18. The figures are reduced one fourth in reproduction, giving a magnification of nearly 3000 diameters. This affords a direct comparison of the size of the pollen mother cells in *O. gigas* with those in my paper on *O. rubrinervis*, (GATES 1908 b).

Fig. 1. Side view of heterotypic spindle iu pollen mother cell in metaphase. The chromosomes are loosely scattered in the middle regiou of the spindle, mostly unpaired. Twenty-three are in view.

Fig. 2. A rather exceptional case, in which the chromosomes are arranged in two fairly regular parallel series which have begun to pass toward the poles.

Fig. 3. Twenty-eight chromosomes present. Two chromosomes paired. each showing a longitudinal split for the next mitosis. Pale-staining nucleolns at side of spindle.

Fig. 4. Heterotypic spindle in polar view. The twenty-four chromosomes represented were scattered for a considerable distance along the long axis of the spindle.

Fig. 5. Anaphase of heterotypic mitosis. Slightly oblique cut, showing 14 chromosomes at one end of spindle. No indications of a split in these chromosomes. Nucleolus at side of spindle.

Fig. 6. Later anaphase. Many of the chromosomes show their bivalent nature. The split in nearly all these is apparently a transverse one. It is possible, though it does not seem probable, that this is due to a change in the orientation of the chromosome in every case.

Fig. 7. Early telophase, in which the chromosomes are beginning to assume various shapes in the daughter nuclei. Three chromosomes are left behind and a nucleolus is also present.

Fig. 8. Late telophase of heterotypic mitosis. The 14 chromosomes present nearly all show their bivalent nature, assuming the shapes characteristic of heterotypic chromosomes in many forms. Some of the chromosomes have already begun to stretch out, becoming less compact and paler staining.

Fig. 9. Later stage of interkinesis, in which the chromosomes have anastomosed so that in most cases their boundaries are no longer distinguishable. This stage probably does not always occur.

Fig. 10. Prophase homotypic mitosis, showing 14 bivalent chromosomes, all consisting of two closely connected halves, in one of the daughter nuclei. The nuclear membrane has just disappeared and the multipolar spindle is being formed by the wefts of fibrillae which surrounded the membrane being drawn out to a point at certain places on the periphery of the nucleus.

Note complémentaire sur la spermatogenèse du rat.

Par

J. Duesberg,

assistant à l'Institut d'Anatomie de l'Université de Liège.

L'étude de l'ovogenèse dans la zone corticale primitive chez le chat a conduit Winiwarter et Sainmont (Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères. Chap. IV. Archives de Biologie. 1909) à admettre, conformément à l'hypothèse émise pour la première fois par Winiwarter en 1900 (Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères: lapin et homme. Archives de Biologie. XVII.) que la réduction numérique des chromosomes est le résultat d'un accolement latéral, d'une conjugaison parallèle de ces éléments, au stade dit «synapsis» de la période d'accroissement [1]. Dans ce même travail, les auteurs s'efforcent de réfuter les arguments qui ont été produits dans ces dernières années par Fick, Goldschmidt, Meves et moi même contre la théorie de Winiwarter. Cette réfutation est à la vérité très incomplète, et les observations des auteurs sont en contradiction avec leurs vues théoriques. D'autre part, mes propres observations sur la période d'accroissement des cellules séminales du rat n'ont peut-être pas été exposées avec assez de clarté, car elles paraissent avoir été mal comprises: c'est pourquoi j'ai cru utile de répondre quelques mots aux critiques de Winiwarter et Sainmont, et de préciser en même temps certains points.

---

[1]) Avec Bonnevie, Winiwarter et Sainmont admettent de plus que cet accolement est suivi d'une véritable fusion. Ils se distinguent ainsi de A. et K. E. Schreiner par exemple, pour lesquels la division longitudinale sépare les chromosomes conjugués. Ce point ne présente dans la discussion actuelle qu'une importance secondaire.

Page 224 du travail de W. et S., on lit à propos du synapsis: «Haecker et Duesberg sont tout aussi sceptiques. Nous ferons observer à Duesberg que si dans ses préparations ,idéales', il rencontre des images comme les figures 22 et 23 de sa planche X, il est réjouissant de le voir partir en guerre contre le synapsis». En admettant même, provisoirement, que les figures incriminées, qui n'ont d'ailleurs aucun rapport avec le synapsis puisqu'elles représentent les phases télokinétiques de la première division de maturation, représentent des cellules mal fixées, il n'y a là aucun argument contre la première conclusion que j'ai tirée de mes observations sur la période d'accroissement des cellules séminales du rat: à savoir que le synapsis au sens de Moore (c'est à dire la rétraction chromatique), n'existe pas chez le rat et que ce stade ne constitue pas une étape constante de l'évolution des cellules sexuelles[1]). Le fait que l'on observerait dans mes préparations des traces d'une fixation défectueuse se traduisant par une rétraction très forte à la télokinèse de la première division, sans que cette rétraction existe au cours de la période d'accroissement, permet de conclure de plus que même la tendance à la rétraction, la fragilité spéciale de la cellule sexuelle à un stade de cette période, admise par Janssens et Meves, manque dans mon objet.

Ces figures ne permettent pas davantage de tirer des conclusions contre la valeur des préparations que j'avais à ma disposition et qui m'avaient été confiées par Monsieur le Professeur Meves (v. Les divisions des spermatocytes du Rat, Arch. f. Zellforschung I, 1908, p. 401—402): préparations excellentes, puisqu'elles m'ont permis, non seulement de suivre les modifications de la chromatine, mais encore de faire une étude des centrioles, suffisante pour les périodes d'accroissement et de maturation, complète pour la spermiogenèse. Les figures 22 et 23 sont manifestement prises, ainsi que tout cytologiste peut le reconnaître à l'aspect du corps protoplasmique, dans la zone moyenne des préparations (au liquide de Flemming: v. mon travail précité p. 402), zone dans laquelle les éléments présentent toujours une certaine rétraction. Cette rétraction, je l'ai moi même signalée d'abord p. 402, puis p. 419 du même travail, où j'écris: «bientôt les chromosomes confluent et forment une masse à contours irréguliers

---

[1]) Tout récemment, P. Gérard (Recherches sur la réduction karyogamique dans la spermatogenèse de Stenobothrus biguttulus L. Bulletin de la Soc. R. des sc. méd. et nat. de Bruxelles. 1909) est arrivé à une conclusion identique.

que l'action agglutinante des réactifs fait paraître homogène.» L'altération de ces figures n'est cependant pas bien considérable: il suffit pour s'en convaincre de les comparer avec la figure 22a, planche IIa, de FLEMMING (Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882) qui représente des »eben abgeschnürte lebende Tochterzellen» (p. 403): dans ces cellules, la membrane du jeune noyau ne se forme pas au contact immédiat de la masse chromatique, mais autour d'une vacuole de suc nucléaire qui entoure cette masse, exactement comme je l'ai figuré, après LENHOSSEK (Untersuchungen über Spermatogenese, Arch. f. mikrosk. Anatomie, LI. 1898. pl. 13, figures 13 et 14), pour les spermatocytes de second ordre du rat. Ce phénomène, qui n'est pas exceptionnel, n'a absolument rien d'artificiel.

Parlant de l'orientation des travées chromatiques vers l'idiozome, WINIWARTER et SAINMONT écrivent: «... DUESBERG conteste l'existence de l'orientation;» les travées et plus tard le spirème s'enroulent perpendiculairement au grand axe du noyau dans le prolongement duquel se trouve l'appareil centriolaire» (p. 222). Or j'ai écrit textuellement p. 438: «Remarquons de plus que tandis que les partisans du synapsis et d'une copulation parallèle admettent qu'à ce stade les filaments sont attirés vers l'idiozome et les centrioles et convergent vers ceux-ci (stade bouquet), nous n'avons à aucun moment quelque chose de semblable chez le rat[1]): bien au contraire, les travées et plus tard le spirème s'enroulent perpendiculairement au grand axe du noyau dans le prolongement duquel se trouve l'appareil centriolaire.» Si WINIWARTER et SAINMONT pensent pouvoir attribuer à cette phrase un sens général, il y a là un malentendu dont j'ai peine à me croire responsable et que je vais d'ailleurs m'empresser de dissiper: je n'ai jamais eu l'intention de nier l'existence de l'orientation dans les nombreux objets où elle a été décrite, mais uniquement chez le rat.

WINIWARTER et SAINMONT pensent du reste que cette orientation existe aussi dans mon objet: «fig. 10, l'orientation est parfaitement visible; elle représente notre stade de gros cordon orienté (p. 223).» Je crois pour ma part que l'orientation des travées chromatiques vers l'idiozome, représentée dans cette figure, est purement fortuite. Si l'orientation existait chez le rat, elle devrait se trouver non seulement à ce stade, mais être surtout bien marquée aux stades antérieurs, quand s'opère la transformation des noyaux leptotènes

[1]) N'est pas souligné dans l'original.

en noyaux pachytènes (v. plus bas). Ces stades qui correspondent à mes figures 7 à 9, ne présentent chez le rat pas trace d'orientation.

Ces deux objections sont d'ailleurs les seules que WINIWARTER et SAINMONT fassent à mon travail. Pour le reste, les auteurs renvoient à leur réfutation des arguments de MEVES; nous allons voir dans un instant ce que vaut cette réfutation. Je me permets pour le moment de faire remarquer que mes objections à la théorie de la copulation parallèle sont basées sur des observations personnelles et méritent d'autant plus d'être prises en considération que A. et K. E. SCHREINER prétendent avoir retrouvé chez le rat l'existence de cette copulation. Or mes observations sont en contradiction avec cette manière de voir.

Les stades qui correspondent aux stades de conjugaison de A. et K. E. SCHREINER et de WINIWARTER, sont vraisemblablement ceux représentés dans mes figures 7 à 10, bien plutôt que des stades postérieurs comme je l'ai écrit dans mes deux travaux précédents[1]. Ces figures 7 à 10 montrent en effet la transformation de fins filaments chromatiques en gros filaments. L'examen du premier de ces stades, figure 7, qui correspond assez bien, orientation à part, au stade leptotène de WINIWARTER, montre que les fins filaments forment ici un réseau excessivement serré et sont réunis par d'innombrables anastomoses: cette disposition suggère déjà l'impossibilité mécanique, signalée par MEVES (Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene. Arch. f. mikr. Anat. 70. 1907. p. 461; et: Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellf. I. 1908. p. 616—617) d'un accouplement longitudinal de ces fins filaments deux par deux. L'étude des modifications du réseau chromatique démontre de plus que les grosses travées de la figure 10 (noyau pachytène) ne se forment pas par fusionnement latéral de deux fins filaments, mais se produit de la façon suivante: certaines travées qu'à l'exemple de GÉRARD (loc. cit.), on peut appeler *les travées principales*, reçoivent la chromatine qui charge les travées secondaires: *Un nombre considérable de fins filaments concourent par conséquent à la formation des grosses*

---

[1] Les divisions des spermatocytes chez le Rat. Arch. f. Zellforschung. I. 1908.; et: La spermatogenèse chez le Rat. Dissertation inaugurale. Leipzig. 1908.

travées. WINIWARTER et SAINMONT n'expliquent pas comment ces observations pourraient s'accorder avec leur théorie [1]).

Si nous n'avons chez le rat aucune apparence de copulation parallèle, de quoi cela dépend-il? De l'absence d'orientation des travées chromatiques. C'est le parallélisme des filaments chromatiques qui donne aux spermatocytes I dans certains objets un aspect particulier (qui ne leur est cependant pas spécial: v. plus bas) et produit ces images qui ont été interprétées comme un fusionnement latéral de chromosomes. Bon nombre d'auteurs pensent que ce parallélisme est dû á une attraction exercée par les centrioles: on pourrait dans cette hypothèse admettre que c'est cette attraction qui facilite le synapsis (au sens de MOORE) et détermine la rétraction de la masse chromatique vers l'appareil centrokinétique, comme c'est le plus souvent le cas. Quoi qu'il en soit, il ne s'agit là que de phénomènes d'ordre secondaire (v. p. 7): il me paraît par conséquent préférable de faire l'étude de la période d'accroissement chez des espèces où ces phénomènes sont peu marqués ou n'existent pas.

Après avoir ainsi répondu à quelques critiques personnelles et précisé ma manière de voir, il reste à examiner comment WINI-

---

1) GÉRARD (loc. cit.) décrit chez Stenobothrus biguttulus un processus très analogue. Le noyau du spermatocyte de premier ordre, peu de temps aprés la dernière division des spermatogonies «se trouve constitué outre la membrane devenue très mince, et son croissant chromatique, d'un très fin réseau à mailles irrégulières, larges, remplies d'un suc nucléaire incolore. Sur le substratum de linine qui constitue ce réseau sont disposés de fins grains chromatiques, régulièrement rangés en une seule série, chaque grain étant à peine plus épais que le filament de linine dans lequel il est incorporé. Au niveau des nœuds du réseau, il n'y a pas d'accumulation plus grande de ces grains (p. 32—33).»

Dans la suite, «on voit les grains de chromatine quitter certaines des travées du réseau de linine — que nous appelerons travées secondaires — glisser le long d'elles et venir se ranger sur des travées principales en regard des grains qui les occupaient déjà. Ce processus se poursuit de proche en proche et gagne toute l'étendue de noyau; quand il est achevé, les travées principales en continuité les unes avec les autres forment un long et fin spirème, extrêmement contourné et sinueux, répandu dans toute l'aire nucléaire, et constitué de deux rangées bien parallèles, nettes et régulières, de fins grains chromatiques, séparées l'une de l'autre par une ligne claire bien visible sur les préparations réussies (p. 33)».

Dans la première partie de cette citation, GÉRARD décrit un stade réticulé très analogue à celui représenté dans ma figure 7, sauf que dans mon objet la structure granuleuse des fins filaments chromatiques n'était guère reconnaissable. De la suite de la description de GÉRARD, il résulte que chez

WARTER et SAINMONT ont réfuté les objections de leurs adversaires, et notamment celles de MEVES, et jusqu'à quel point leur interprétation s'accorde avec leurs observations.

En ce qui concerne tout d'abord le synapsis (au sens de MOORE), ces auteurs admettent que la rétraction chromatique n'est pas un phénomène artificiel comme l'ont prétendu Mc CLUNG, BENDA, JANSSENS, MEVES, A. et K. E. SCHREINER et d'autres: elle correspond à un stade naturel. Si l'on compare cependant les figures de WINIWARTER et SAINMONT à celles de WINIWARTER (loc. cit.), on constate qu'il n'existe plus traces maintenant d'un grumeau compact comme celui que cet auteur a représenté dans ses figures 15, 16, 27—31 et surtout 34: la masse chromatique est partout déchiffrable. La rétraction assez faible des figures actuelles (qui s'observe en dedans d'une très mince couche périphérique dans les meilleures préparations), est encore, à mon avis, artificielle. Si WINIWARTER et SAINMONT la considèrent comme naturelle, cela tient à ce que ces auteurs ne pensent pas devoir s'en tenir à la couche périphérique de l'objet pour l'étude de ces stades délicats. WINIWARTER et SAINMONT croient en

---

Stenobothrus comme chez le rat, les grosses travées chromatiques, qui en confluant vont former le spirème et dont la structure double est encore une fois plus nette que dans mon objet, ne se forment pas, comme le voudrait la théorie de la copulation parallèle, par accouplement longitudinal des fins filaments deux par deux. Les apparences de la copulation parallèle, de même que la rétraction chromatique, manquent encore une fois ici parce qu'il n'y a pas d'orientation marquée, de «centrotaxie».

Ces observations faites, ainsi que j'ai pu le constater, sur un excellent matériel, permettent à GÉRARD de rejeter formellement l'existence d'une copulation de chromosomes quelle qu'elle soit. Je ne suis cependant pas d'accord avec l'auteur sur son interprétation. GÉRARD pense 1° que «la division des spermatogonies se fait suivant le type de toute mitose d'une cellule somatique» (p. 35); et 2° que« pendant la période d'accroissement des spermatocytes, il se produit un remaniement de la chromatine qui subit des déplacements très spéciaux et très caractéristiques, qui n'existent à aucune des phases préparatoires de la mitose des spermatogonies (p. 36)». A propos de la 1e conclusion, je me permettrai de faire observer que la mitose des spermatogonies du Stenobothrus d'après GÉRARD, n'est pas typique: l'auteur n'est pas convaincu de l'existence d'un spirème, et de plus il admet que dans la majorité des cas: «les chromosomes sont compacts et la fente longitudinale n'apparaît que quand les anses chromatiques sont à l'équateur du fuseau (p. 30)». Ce dernier point surtout est en contradiction avec la plupart des observations sur la mitose somatique. Quant au processus de la période d'accroissement du Stenobothrus, il correspond très exactement à celui de la division longitudinale telle qu'elle est définie par FLEMMING et MEVES: «eine zweireihige Anordnung der Chromatinsubstanz bzw. der Chromatinkörner (v. plus loin)».

effet avoir pu conserver «in toto[1]) des embryons de plusieurs centimètres sans constater un défaut de pénétration (W. et S. Nouvelles recherches sur l'ovogenèse etc. Chap. I et II. p. 13. Arch. de Biologie. 1908).» Je considère pour ma part que si un tel embryon peut être suffisamment conservé pour une étude embryologique, il ne peut servir dans ses parties profondes à une étude délicate: déjà à une faible distance de la surface, la conservation est insuffisante au point de vue cytologique. Car c'est avec raison que Meves, Janssens etc. prétendent que l'action des fixateurs osmiques ne dépasse pas les couches périphériques: cela résulte notamment de l'étude de la mitose et surtout de ses prophases (cf. les anciennes observations de Flemming, par exemple) et aussi de l'étude des éléments mis en évidence par la méthode de Benda, lesquels n'apparaissent nettement que dans la couche périphérique et dont la naturalité est, pour certains cas tout au moins, démontrée[2]). Pour en revenir au synapsis (au sens de Moore), mon expérience personnelle du testicule du cobaye me permet d'affirmer que les mêmes stades présentent ou ne présentent pas la rétraction chromatique suivant leur situation plus ou moins profonde.

Passons ensuite à l'orientation des filaments chromatiques, à laquelle Winiwarter et Sainmont attachent une très grande importance. Il est certain que l'orientation a été signalée dans un grand nombre d'objets au cours de la période d'accroissement, mais il est certain aussi qu'elle manque dans d'autres. Elle a d'ailleurs été figurée à d'autres phases de l'évolution des cellules sexuelles, par exemple dans les spermatides de Tomopteris onisciformis par A. et K. E. Schreiner (Archives de Biologie. XXII. p. 33. fig. 77). Enfin, Winiwarter et Sainmont sont dans l'erreur quand ils disent p. 222: «elle n'a été signalée qu'au cours de la formation des produits sexuels . . .»: déjà en 1885, Rabl (Über Zellteilung. Morphol. Jahrbücher. X.) a décrit l'orientation des chromosomes vers un «champ polaire» dans des cellules somatiques. Toutes ces considérations me paraissent de nature à enlever à ce phénomène la valeur spéciale que Winiwarter et Sainmont veulent lui attribuer; son rôle dans la réduction numérique des chromosomes est tout à fait problématique.

Winiwarter et Sainmont ont-ils démontré que cette réduction est le résultat d'une conjugaison latérale de chromosomes? Voyons

---

[1] Par le liquide de Flemming (N. de l'a).

[2] Je compte revenir sur ce point dans un prochain travail.

leurs observations. La période d'accroissement des oocytes du chat débute par un stade de repos parfait: les chromosomes de la dernière division des oogonies se disloquent entièrement. La question de savoir si les «arceaux chromatiques» correspondent à des chromosomes n'est donc pas tranchée, d'autant plus que «ces arceaux ne sont pas toujours des formations isolées, mais que deux arceaux voisins peuvent se continuer l'un dans l'autre sans aucune transition apparente» (p. 210). L'évolution ultérieure ne permet pas davantage de conclure, tout au moins d'après les observations actuelles des auteurs, puisque tous ces ovules vont dégénérer avant d'atteindre la période de maturation. Admettons cependant, avec Winiwarter et Sainmont, que ces arceaux dont le nombre, 36 environ, correspond au nombre type des chromosomes de l'espèce, soient des chromosomes. A un stade ultérieur «les arceaux se rapprochent par paires, s'unissent et se fusionnent. Il en résulte des arceaux en nombre moitié moindre . . . (p. 214)» par conséquent 18. Or la première figure polaire ne renferme que 12 chromosomes (W. et S. p. 197). Winiwarter et Sainmont sont portés à croire que l'augmentation du nombre des chromosomes dans les cellules somatiques et les oogonies du chat est due à une fragmentation (en 3) des chromosomes des mitoses de maturation. Soit: mais ici il s'agit du processus inverse, de la réduction numérique, et la conjugaison de 36 chromosomes deux par deux ne peut jamais donner que 18 chromosomes. Les observations de Winiwarter et Sainmont sur le chat, et pour les mêmes motifs, celles de Winiwarter (loc. cit.) sur le lapin, observations qui forment la base de la théorie de cet auteur, démontrent que la réduction numérique n'est pas le résultat d'une conjugaison parallèle, ou tout au moins qu'un autre processus est intervenu pour produire la réduction.

Enfin, il reste à se demander si l'interprétation que Winiwarter et Sainmont donnent de leurs images est exacte: si ces images représentent réellement un accouplement, une fusion de deux filaments chromatiques, quelque chose de spécial aux cellules de la période d'accroissement. Pour défendre leur interprétation, les auteurs cités insistent sur ce fait qu'il existe d'abord dans le noyau 2 fins filaments chromatiques, puis à un stade ultérieur un seul filament beaucoup plus épais: ce filament unique résulterait de la fusion des deux filaments fins du stade précédent; il se clive ensuite longitudinalement. Contre l'argumentation analogue de Winiwarter (loc. cit.), Meves (Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene. Arch. f. mikr.

Anat. LXX. 1907. p. 454—456), a déjà fait valoir qu'en raisonnant de la sorte, on pourrait admettre l'existence d'une copulation parallèle dans la division karyokinétique d'une cellule épithéliale de salamandre. J'ajouterai: et dans les mitoses des oogonies du chat, d'après les propres observations de WINIWARTER et SAINMONT. Là aussi, il existe d'abord deux fins filaments parallèles; puis «. . . la division longitudinale, manifeste au début devient ensuite moins apparente . . . (p. 195»). Elle disparaît même complètement, aussi complètement que dans les noyaux pachytènes (fig. 45 et 46 par exemple) de la période d'accroissement; très nette en effet, dans les figures 5 et 7, il n'y en a plus traces à un stade intermédiaire (fig. 6). Logiquement, WINIWARTER et SAINMONT devraient admettre ici aussi une copulation parallèle, une symmixis[1]).

C'est précisément sur l'analogie entre les phénomènes de la prophase somatique et de la première mitose de maturation que MEVES (loc. cit. et: Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforschung. I. 1908) a tout particulièrement insisté.

GOLDSCHMIDT le premier a émis l'idée que les figures de conjugaison pourraient être aussi bien interprétées comme «der Ausdruck der Differenzierung von Anfang an längsgespaltener Chromosomen». MEVES (loc. cit.) a montré que ces figures correspondent exactement au processus de la division longitudinale, telle que les observations déjà anciennes de FLEMMING (Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. für mikr. Anatomie. 1891), dont il affirme l'exactitude, permettent de la définir. D'après ces observations, ce terme de division longitudinale ne doit pas être pris littéralement, mais désigne simplement une disposition de la substance chromatique, c'est à dire des grains de chromatine, en deux

[1]) En réalité, l'atténuation de la division longitudinale résulte, aussi bien dans les oogonies et toute mitose somatique que dans les noyaux pachytènes de la période d'accroissement, d'une contraction et d'un raccourcissement du filament chromatique.

L'oblitération peut même devenir complète, par suite de l'action défectueuse des réactifs, en dedans d'une mince couche superficielle (et même dans cette couche pour certains fixateurs: v. au sujet de cette action des fixateurs sur la division longitndinale les travaux de FLEMMING et notamment loc. cit. p. 744—746): c'est le cas précisément dans la dite figure 6, (d'après l'explication même qu'en donnent WINIWARTER et SAINMONT p. 272: «oogonie au stade spirème plus centralement placée») et dans les noyaux pachytènes (figures 43, 45 et 46) de W. et S. Il en est de même pour certaines travées chromatiques représentées dans mes figures, dans lesquelles les deux rangées de grains chromatiques sont parfois agglutinées et plus ou moins complètement confondues.

rangées parallèles. C'est ce qui résulte des figures 16, 17, et 30 et du texte de ce travail, dans lequel FLEMMING insiste à plusieurs reprises sur ce point (p. 736 à 738), et notamment lorsqu'il écrit: «ich bemerke nur ausdrücklich, daß er (der Ausdruck Spaltung) sich lediglich auf die Zweireihenanordnung der Chromatinsubstanz beziehen soll (p. 738).»

L'analogie entre ces figures et les soi-disant figures de conjugaison est donc d'après ces observations, complète: seule l'existence d'une orientation des travées chromatiques, caractère accessoire (v. plus haut), pourrait la rendre plus évidente encore. Cette constatation constitue une objection capitale et essentielle à la théorie de WINIWARTER: car comme MEVES (loc. cit. p. 618) le fait justement remarquer, il est évident que si au cours d'une mitose somatique, on retrouve les mêmes images que celles considérées par WINIWARTER, SCHREINER etc., comme l'expression objective de la copulation parallèle, la valeur de ces images au point de vue de la réduction numérique devient nulle. Or, à cette objection, WINIWARTER et SAINMONT, n'ont absolument rien répondu: ils s'efforcent d'établir la validité de leur sériation que personne ne songe à contester, pas plus que l'exactitude de leurs images. L'objection de MEVES n'invalide que leur interprétation et c'est cette interprétation qu'ils ne justifient pas.

Il résulte de ce qui vient d'être dit que les observations de WINIWARTER et SAINMONT, non seulement ne démontrent pas l'existence de la copulation parallèle des chromosomes, mais encore sont en désaccord, comme beaucoup d'autres[1]), avec la théorie de WINIWARTER. Le problème de la réduction numérique reste entier; un premier élément absolument indispensable à sa solution, en admettant toutefois que cette solution puisse être fournie par l'observation microscopique, c'est la connaissance approfondie des prophases de la mitose somatique, base nécessaire pour l'interprétation des phénomènes de la période d'accroissement.

Mars, 1909.

---

[1]) Parmi ces observations, il faut citer celles de GOLDSCHMIDT sur Zoogonus mirus, espèce chez laquelle il ne se produirait pas de réduction numérique au cours de la période d'accroissement. On ne doit pas oublier non plus que tous les partisans d'une copulation de chromosomes «end to end» interprètent la dualité du filament chromatique comme une division longitudinale.

Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreifung und Samenbildung bei Pachyiulus varius Fabre.

Von

Dr. Richard Oettinger.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 8 Textabbildungen und Tafel XXXI—XXXIV.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung sollte ihrem ursprünglichen Plane nach prüfen, wieweit die abweichend gestalteten Spermatozoen der *Iulus*-Arten sich auf die typischen flagellatenförmigen Spermatozoen zurückführen lassen. Wie KORSCHELT in seinem Vortrag über diesen Gegenstand hervorhob, besteht besonders dann die Möglichkeit einer Zurückführung atypischer auf typische Spermatozoen, wenn in einer bestimmten Tiergruppe neben abweichend gestalteten auch Spermatozoen vom gewöhnlichen Bau vorkommen. Dies ist auch bei den Myriopoden der Fall und konnte schon früher C. TÖNNIGES in einwandfreier Weise an einem von GILSON als kopflos bezeichneten Spermatozoon eines Chilopoden (*Lithobius forficatus*) die Zurückführung auf ein ganz typisches Spermatozoon ermöglichen. Daher lag die Vermutung nahe, daß auch die Samenelemente der *Iulus*-Arten zu den gewöhnlichen Entwicklungsvorgängen der geißeltragenden Spermatozoen Beziehungen aufweisen würden.

Die Darstellung wird zeigen, daß die ganz aberranten Spermatozoenformen des von mir untersuchten Tausendfußes *Pachyiulus varius Fabre* sich auf die Geißelzellenformen zurückführen lassen. Daß diese sonderbaren, treffend »hutförmig« benannten Spermatozoen in ihrer Genese selbst viele Abweichungen von dem gewöhnlichen Verlauf der Samenentwicklung zeigen würden, war nicht besonders überraschend.

Die Entwicklungsvorgänge der männlichen Geschlechtszellen bei *Iulus*-Arten zu ergründen, wurde schon von GILSON und SILVESTRI versucht. Die Ergebnisse beider Autoren entsprechen jedoch in verschiedener Hinsicht nicht recht den Anforderungen, welche man heute an eine spermatogenetische Untersuchung stellen darf. Schon deshalb, aber auch aus noch andern Gründen, die im Laufe der nachfolgenden Darstellung besser hervortreten werden, erschien ein eingehenderes Studium der merkwürdigen Samenelemente der Iuliden recht naheliegend.

Wie angedeutet, bestand ursprünglich nur die Absicht, die Genese von der Spermatide ab bis zum ausgebildeten Spermatozoon zu verfolgen. SILVESTRIS Angaben über die letzte Spermatocytenteilung, ebenfalls bei *Iulus*-Arten, erweckte in mir aber ein gewisses Bedenken, weshalb ich auch die Reifevorgänge einer Nachprüfung unterzog. Allerdings erscheinen derartige Untersuchungen über die Reduktionserscheinungen bei den Geschlechtszellen als einigermaßen

undankbar, da ihren Ergebnissen von manchen Seiten ein recht geringer Wert zugemessen wird. Besonders R. Fick rät von diesen mühevollen Untersuchungen ab, da trotz der zahlreichen Arbeiten auf diesem Gebiet noch nicht die durchaus sichere Erkenntnis der physiologischen Vorgänge bei der Reife der Geschlechtszellen erzielt worden ist. Wenn diese Untersuchungen etwas in Mißkredit gerieten, so gaben dazu besonders die verschiedenen Deutungen Veranlassung, zu denen die einzelnen Autoren bei ein und demselben Objekt gelangten. Andrerseits wurden viel zu weitgehende Hypothesen ohne genügend morphologische Unterlagen aufgestellt. Aber es darf auch nicht verkannt werden, daß durch die zahlreichen auf diesem Gebiet unternommenen Forschungen viel Positives geleistet wurde und wir durch diese, hauptsächlich von theoretischen Erwägungen ausgehenden Untersuchungen einen tieferen Einblick in an Kern und Zelle sich abspielende Vorgänge und somit eine genauere Kenntnis ihres Wesens erhielten. So dürfte sich der sehr extreme Standpunkt Ficks wohl kaum einer allgemeinen Zustimmung erfreuen, und von einem definitiven Aufgeben dieses Forschungsgebietes, dessen Fragen bisher zu den interessantesten Problemen der Cytologie gehörten, dürfte jedenfalls zunächst nicht die Rede sein.

Hinsichtlich der Beurteilung der bei derartigen cytologischen Untersuchungen gewonnenen Ergebnisse leitete mich die Meinung, daß dabei das Augenmerk vielleicht mehr auf die Untersuchungsmethode selbst zu richten sei und weniger als bisher Schnittpräparat allein zur Untersuchung dienen sollte, vielmehr sollten zur Kontrolle und Beurteilung der auf Schnitten und an konservierten Präparaten gewonnenen Bilder, wo es irgend durchführbar ist, die lebenden Zellen zum Vergleich herangezogen werden. Ergäbe dann die Beobachtung am lebenden Objekt dieselben Resultate wie die am konservierten Material angestellte, so gewännen die daraus gezogenen Schlüsse eine größere Sicherheit, und es bestände die Aussicht, in die Erkenntnis der physiologischen Vorgänge bei der Entwicklung der Geschlechtszellen tiefer einzudringen, ohne durch künstlich hervorgerufene Bilder irregeführt zu werden.

An dem hier behandelten Objekt ist nun die Untersuchung an lebenden Zellen bis zu einem gewissen Grade durchführbar, und es will mir scheinen, als ob dadurch die Ergebnisse der im nachfolgenden mitzuteilenden Untersuchungen, die natürlich auch an konservierten Objekten und Schnitten angestellt werden mußten, an Wert gewinnen.

Material und Technik von Pachyiulus varius Fabre.

Das Material stammt aus Triest. Es ist dort sehr leicht zu beschaffen; in der Nähe von Triest, auf dem Wege von Barcolo zum Schlosse Mira mare finden sich die Tiere massenhaft. Ich sammelte und konservierte während eines mehrwöchigen Aufenthaltes in Triest an der dortigen k. k. Zoologischen Station selbst mein Material. Des öfteren erhielt ich aber auf meine Bitten hin Nachsendungen lebenden Materials. Für das überaus freundliche Entgegenkommen des Direktors der Triester Zoologischen Station, des Herrn Professor Cori, möchte ich auch hier nochmals meinen verbindlichsten Dank aussprechen. Auch Herrn Dr. Graf C. Attems, der die Güte hatte, die vorliegende *Iulus*-Species zu bestimmen, bin ich zu Dank verpflichtet.

Bei der Konservierung des Hodens wurde folgendermaßen verfahren: Die Tiere, welche leicht an dem am siebenten Segment gelegenen Copulationsapparat zu erkennen sind, wurden, um ein Einrollen zu verhindern, mit Chloroformdämpfen betäubt. Dann wurde zuerst der Kopf der Tiere abgetrennt und darauf durch zwei Seitenschnitte die dorsale Körperdecke abgehoben. Unter physiologischer Kochsalzlösung wurde dann der Hoden aus dem ihn umgebenden Fettgewebe möglichst rasch herauspräpariert. Um ein allzulanges Verweilen des Gewebes in der Kochsalzlösung zu verhindern, legte ich kein allzugroßes Gewicht darauf, bei jedem Tier den Hoden vollständig zu erhalten. Zur Untersuchung genügten auch kleine Bruchstücke, wie aus der nachfolgenden Beschreibung des Hodens hervorgehen wird. Nur bedurfte es der Herstellung einer überaus großen Anzahl von Präparaten, um alle Entwicklungstadien zu erhalten, da oft Dutzende von Schnitten nur ein bestimmtes Stadium zeigten.

Von Konservierungsflüssigkeiten wurde mit gutem Erfolg das Hermansche und Flemmingsche Osmiumgemisch angewendet, worin der Hoden 2—24 Stunden verblieb. Zur Färbung wurde vorzugsweise Eisenhämatoxylin benutzt; derartige Präparate wurden öfters mit Eosin oder Bordeauxrot nachgefärbt. Besonders wertvoll war mir dann die Bendasche Mitochondrienfärbung. Herrn Prof. Meves in Kiel möchte ich auch hier für die gütige Übersendung des Rezeptes der von ihm modifizierten Methode ergebenen Dank aussprechen. Eine allzugroße Dauerhaftigkeit meiner Mitochondrienpräparate konnte ich allerdings zu meinem großen Bedauern nicht erzielen. Doch war mir die spezifische Färbung der für mein Objekt sehr wichtigen Mitochondriengebilde sehr gut gelungen, und frische Präparate ergaben

ganz brillante Bilder. Nachdem ich recht viele frische Präparate außerordentlich genau durchstudiert hatte, konnte ich auch in den mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten die Mitochondrien ausgezeichnet erkennen, von den übrigen Zelleinschlüssen genau unterscheiden und jedwede Verwechslung mit vollständiger Sicherheit ausschließen.

Unerläßlich war es außerdem, verschiedene Kernfarbstoffe, wie z. B. Boraxkarmin, zu benutzen, um das Chromatin von andern färbbaren Gebilden in der Zelle zu unterscheiden. Am brauchbarsten erwiesen sich Schnitte von 4 Mikra Dicke.

Außer den Schnittpräparaten wurden noch viele Totalpräparate der ausgebildeten Spermatozoen hergestellt. Dabei wurde derart verfahren, daß ein Tropfen $^1/_2$% Osmiumsäure auf den zerzupften Hoden gebracht wurde. Osmiumdämpfe wirkten auffallenderweise nicht genügend schnell ein, um ein sehr wichtiges Gebilde, die Schwanzgeißel, zu fixieren.

Ganz besonders wurde die Untersuchung auf die lebenden, in physiologischer Kochsalzlösung befindlichen Zellen ausgedehnt.

Auf manche Details bei der Herstellung der Präparate werde ich im Laufe der Darstellung der Arbeit noch zu sprechen kommen.

I. Samenreifung.

Der Geschlechtsapparat.

Zum Verständnis des folgenden ist eine gewisse Kenntnis des Genitalapparats notwendig, so daß ich dessen kurze Schilderung vorausgehen lassen möchte.

In seiner Arbeit über die Fortpflanzung der Diplopoden schildert O. v. Rath den männlichen Geschlechtsapparat der Iuliden in richtiger Weise. Betreffs der äußeren Morphologie genügt es deshalb, folgendes kurz zu sagen: Der männliche Geschlechtsapparat ist ventral gelagert und durchzieht als langgestrecktes Gebilde den größten Teil des Körpers. Bei der Präparation ist er relativ leicht an seiner milchigweißen Farbe in dem bräunlichen Fettgewebe zu erkennen. Er ist paarig angelegt, bestehend aus zwei langen Schläuchen, an deren Außenseiten, mit kurzen Stielen verbunden, traubenartig Kapseln anhängen. Die Schläuche münden zwischen dem zweiten und dritten Segment durch den zweifachen Penis aus.

Die Schläuche selbst sind als die vasa deferentia aufzufassen, die anhängenden Kapseln als die Hodenfollikel. Ausgebildete Sper-

matozoen finden sich nur in den vasa deferentia, und zwar, wie eine ständige Kontrolle ergab, zu jeder Jahreszeit. Die Reifung der Spermatozoen geht in den Hodenfollikeln vor sich. Besonders im Herbst, in den Monaten August und September, wurden alle Übergänge von den Spermatogonien bis zum ausgebildeten Spermatozoon gefunden.

Diejenigen Stadien, welche sich in der Entwicklung zeitlich nahestehen, finden sich immer in einem bestimmten Follikel vor. Doch ist die Verteilung der Follikel mit den bestimmten Zellgenerationen nicht wie bei manchen Insekten; wie beispielsweise bei *Dytiscus* (nach Schäfer) oder wie besonders bei *Locusta* (nach Otte). Hier befinden sich am blinden Ende des Hodens die Spermatogoniengruppen. In beinah schematischer Weise folgen nun bis zum Ausführungsgang des Hodens die Spermatocyten, die Spermatiden und schließlich die Spermatozoen. Eine derartige regelmäßige Anordnung von Follikeln in bezug auf ihre Reifestadien konnte bei *Pachyiulus* nicht wahrgenommen werden. Dadurch wird die Untersuchung ganz wesentlich erschwert, und erst nach längerem Studium konnte mit Sicherheit die Einordnung der Stadien gelingen.

Es spielt sich nämlich in allen Follikeln der Entwicklungsprozeß von den Spermatogonien bis zu den fast völlig ausgebildeten Spermatozoen ab. Doch finden sich immer in einem bestimmten Follikel eine überwiegend große Anzahl von Zellen des annähernd gleichen Entwicklungsstadiums. Obwohl nun die verschiedenen Follikel mit bestimmten Zellgenerationen, unregelmäßig angeordnet den vasa deferentia anhaften, bietet das beschränkte Alter der Zellen in ihnen einen gewissen Vorteil. Es wird dadurch möglich, eine Einteilung von Zellgenerationen, die sich immer in bestimmten Follikeln finden, vorzunehmen. Sie ist folgende:

1. ganz junge Spermatogonien,
2. ältere Spermatogonien,
3. Synapsis im engeren Sinn (Ansammlung der chromatischen Substanz an dem einen Pol des Zellkerns),
4. Postsynapsis bis kurz vor der ersten Reifungsteilung,
5. erste und zweite Reifungsteilung,
6. junge Spermatiden,
7. ältere Spermatiden,
8. ganz alte Spermatiden.

In den vasa deferentia die ausgebildeten Spermatozoen.

Die Spermatogonien.

Wie aus der Einteilung der Hodenfollikel hervorgeht, findet man im Hoden zwei Gruppen von Spermatogonien vor. Die jüngere bildet hauptsächlich die Chromosomenschleifen in den Kernen aus. Anfangs zeigen diese Zellengruppen nur geringe Tendenz, sich durch Teilung zu vermehren. Die Gruppe der älteren Spermatogonien zeigt lebhafte Teilung, die mit dem Eintritt in das Synapsisstadium endigt.

In beiden Fällen erkennt man runde Zellen mit einem großen Kern und fein granuliertem wabigem Protoplasma.

Für diese Arbeit ist vor allem die chromatische Substanz der Kerne von Bedeutung.

Die Differenzierung der Chromosomenschleifen zeigt keine bemerkenswerten Besonderheiten. Sie verläuft ebenso wie bei gewöhnlichen aus der Ruhe in die Teilung übergehenden Kernen irgend einer somatischen Zelle. Es konnte deshalb unterlassen werden, diese Vorgänge bildlich darzustellen. Es sei nur gesagt, daß anfangs dünne gewundene Schleifen, sich selbst vielfach überkreuzend, den Kernraum durchsetzen. Bald verkürzen sich diese zu kurzen Stäbchen, die in ihrer definitiven Gestalt einen oft recht deutlichen Längsspalt zeigen (Fig. 1 und 2).

Betrachtet man die Äquatorialplatte einer ausgewachsenen Spermatogonie (Fig. 1), so findet man dort, durch relativ weite Zwischenräume getrennt, 24 bzw. 25 Chromosomen vor. Eines unter ihnen zeichnet sich durch seine langgestreckte Form aus. Es ist dies das accessorische (Hetero-)Chromosom, welches ein eigenartiges, mehr selbständiges Verhalten bei den Mitosen aufweist. Bei den übrigen 24 »gewöhnlichen« Chromosomen sind bei Betrachtung einer Äquatorialplatte keine auffallenden morphologischen Unterschiede wahrzunehmen, wie dies z. B. bei vielen Insekten der Fall sein soll.

Es konnte einerseits nicht mit Bestimmtheit festgestellt werden, daß sich zwei Chromosomen in einer Spermatogonie morphologisch entsprechen, andrerseits konnten, mit Ausnahme des accessorischen Chromosoms, keine morphologisch spezifischen Einzel-Chromosomen in den verschiedenen Spermatogonien aufgefunden werden.

Durch diese Verhältnisse bei *Pachyiulus* ist es mir leider versagt, auf die naheliegende Frage über die Individualität der Chromosomen, die bekanntlich in der morphologischen Verschiedenheit der Chromosomen eine große Stütze findet, des näheren einzugehen. Aber eines Befundes bei *Pachyiulus* muß ich kurz wenigstens Erwähnung tun,

da dieser zu einer Beobachtung Boveris an Teilungsfiguren bei Seeigeleiern ein Analogon darstellen dürfte.

Meine Figur 4, eine seitliche Ansicht von Teilungsfiguren der Spermatogonien von *Pachyiulus* nach kurz durchlaufener Metaphase, gibt ein sehr klares Bild für den morphologischen Unterschied der Chromosomen.

In ganz ähnlicher Weise fand bei Seeigeln Boveri in seiner neuesten Arbeit, bei seitlicher Ansicht von Teilungsfiguren, eine auffallend morphologische Verschiedenheit der Chromosomen. Einem eventuellen Einwand, daß die Chromosomen durch die Zugfasern deformiert seien, begegnet Boveri damit, daß er sagt: »Auch wenn die Unterschiede der Länge (der Chromosomen) nur die Bedeutung verschiedener Kontraktionszustände besitzen sollten, bleibt doch das verschiedene Volumen der einzelnen Chromosomen als ein völlig sicherer Unterschied übrig.«

Meine Figur 4 schließt von vornherein einen solchen Einwand aus. Man findet neben stäbchenförmigen Chromosomen auch solche, welche an ihren beiden Polseiten hakenförmig umgebogen sind.

Boveri verwendet seinen bei den Teilungsfiguren von Seeigeleiern angetroffenen Befund als eine weitere Stütze für seine Anschauung über die qualitative Verschiedenheit der Chromosomen, die er durch seine experimentellen Untersuchungen an dispermen Seeigeleiern nachweisen konnte.

Es dürfte nicht unwahrscheinlich sein, daß auch bei *Pachyiulus* in der morphologischen Verschiedenheit der Chromosomen in den Spermatogonien während ihrer Teilung ein physiologischer Unterschied in den Chromosomen ausgedrückt ist.

Die Figur 4 läßt auch ganz besonders gut das accessorische Chromosom erkennen. Es fällt hier neben den kleineren Chromosomen sofort auf. Es wurde schon erwähnt, daß dieses Sonderchromosom sich durch mehr selbständiges Verhalten bei den Mitosen auszeichnet. Dies gibt sich dadurch kund, daß zu einer Zeit, wo bei den »gewöhnlichen« Chromosomen die Teilung schon fast vollzogen ist (Fig. 3) und nur noch chromatische Brücken die einzelnen Individuen verbinden, jetzt erst das accessorische Chromosom durch herantretende Spindelfasern in seine beiden Hälften zerlegt wird.

Die Deutung der Mitosen bei den Spermatogonien ist eine durchaus sichere.

Die größte Anzahl der Autoren nimmt an, daß die Spermatogonienteilungen echte Mitosen darstellen. Diesen Annahmen stehen

die von manchen Autoren gemachten Deutungen der beiden Reifungsteilungen als zweimalige Äquationsteilungen entgegen. Die Reduktion der Chromosomenzahl müßte hier, also in der sogenannten »eumitotischen« Reifungsteilung nach KORSCHELT und HEIDER vor dem Eintritt der ersten Reifungsteilung erfolgen, eben zur Zeit der Spermatogonienentwicklungen stattfinden.

Die eumitotische Reifungsteilung nahmen besonders früher BOVERI und A. BRAUER bei *Ascaris meg.* an. Aber bekanntlich konnte die Frage, auf welche Weise die Reduktion der Chromosomenzahl erfolgt sei, nicht entschieden werden; es mußte die Hypothese gemacht werden, daß die Reduktion durch einen unkontrollierbaren Resorptionsprozeß vor sich gegangen sei. Nachdem später BOVERI an dem gleichen Objekt die paarweise Aneinanderlegung zweier morphologisch verschiedener, längsgespaltener Chromosomen vor der ersten Reifungsteilung konstatierte, verließ er seinen Standpunkt. Außerdem hat auch TRETJAKOF bei *Ascaris meg.* den Nachweis einer stattfindenden Bivalenzbildung der Chromosomen vor der ersten Reifungsteilung nachgewiesen. In neuerer Zeit nehmen nur noch eine geringe Anzahl von Autoren bei den Reifungsteilungen der Geschlechtszellen zweimalige Äquationsteilungen an. Es sind hier zu nennen KR. BONNEVIE, OTTE, SCHÄFER und MATSCHEK. Die Arbeit bzw. die vorläufige Mitteillung des zuletzt genannten Autors lag mir im Manuskript vor. Der Autor gibt selbst an, daß die Entwicklung der Chromosomen bis zur ersten Reifungsteilung noch nicht endgültig festgestellt sei, voraussichtlich findet bei seinem Objekt eine zweimalige Längsteilung statt. Es muß aus diesen Gründen die definitive Arbeit abgewartet werden.

Die übrigen genannten Vertreter des »eumitotischen« Reifungsmodus stehen bei ihrer Anschauung über die Bildung der bivalenten Chromosomen auf einem Standpunkt, der in jüngster Zeit durch R. FICK, GOLDSCHMIDT, HAECKER, MEVES die heftigsten Angriffe erfahren hat. Schon bevor die Arbeiten dieser Forscher erschienen, bezweifelte auch ich die Richtigkeit der durch BONNEVIE usw. gemachten Angaben über die Bildungsweise der bivalenten Chromosomen. Aus meiner vorläufigen Mitteilung, Zoolog. Anzeig., Bd. XXXIII, Nr. 5—6 dürfte dieser Standpunkt unschwer zu erraten gewesen sein.

Ich werde auf diesen außerordentlich wichtigen Punkt in meinem zusammenfassenden Teil, nachdem ich die bei *Pachyiulus* angetroffene Bildungsweise der bivalenten Chromosomen und ihr Ver-

halten bei den Reifungsteilungen besprochen habe, des nähern einzugehen haben.

Für das Kapitel der Spermatogonienteilungen war ein Hinweis auf die Angaben über den »eumitotischen« Reifungsmodus deshalb notwendig, weil durch diese Auslegung des Reifungsmodus an die Möglichkeit gedacht werden muß, daß schon vor Beginn der ersten Reifungsteilung, vielleicht durch die Spermatogonienteilungen selbst oder durch einen unkontrollierbaren Resorptionsprozeß, die Reduktion der Chromosomenzahl stattfinden könnte.

Bei *Pachyiulus* kann für die Teilungen in den Spermatogonien als echte Mitosen kein Zweifel bestehen. Es würde schon der in den Chromosomen angedeutete Längsspalt (Fig. 1 und 2) dafür sprechen, daß die Teilung einzig und allein durch diesen gemäß einer Äquationsteilung erfolgen muß. Die Figur 4 läßt ferner das in zwei Hälften getrennte accessorische Chromosomen erkennen. Wäre die Trennung nicht infolge einer Äquationsteilung, sondern durch eine Reduktionsteilung erfolgt, dann müßte sich dieses accessorische Chromosom als ein außerordentlich langes Gebilde, welches durch Aneinanderlegung zweier Chromosomen an ihren Enden entstanden zu denken wäre, in der Äquatorialplatte vorfinden. Dies ist natürlich nicht der Fall. Also auch in dem Verhalten des accessorischen Chromosoms bei seiner Teilung dürfte ein klarer Beweis für die Deutung der Spermatogonienteilungen als echte Mitosen erkannt werden.

Eine besonders starke Verminderung der protoplasmatischen Substanz während der aufeinanderfolgenden Spermatogonienteilungen ließ sich nicht wahrnehmen. Es konnte deshalb die Anzahl der Spermatogoniengenerationen nicht mit Sicherheit festgestellt werden, vermutlich ist sie wegen der geringen Verminderung der protoplasmatischen Substanz bei den durch die letzte Spermatogonienteilung entstandenen Generationen (Fig. 2) keine allzu große.

Diese Abnahme des Protoplasmas, das einzige uns zur Verfügung stehende Kriterium zur Beurteilung, wieviel Spermatogonienteilungen aufeinanderfolgen, läßt auch bei ihrer deutlichen Wahrnehmung im Stich, denn trotz einer diesbezüglichen Feststellung konnten manche Autoren, wie Otte, Schäfer, Dawson z. B., keine bestimmten Angaben über die Zahl der Spermatogonienteilungen machen.

Die Spermatocyten erster Ordnung.

Ehe ich in die Besprechung der Morphologie der Spermatocyten eingehe, muß ich noch vorher eine vielleicht anfangs überraschende

Tatsache betreffs der Größenunterschiede, welche die lebenden Zellen in den gleichen durch den Schnitt hergestellten Präparaten zeigen, betonen. Man erkennt aus den Textfiguren 1—6, daß die lebenden Zellen in den Zeichnungen beträchtlich größer sind, trotz Anwendung der gleichen Vergrößerung. Es läßt sich für diese Erscheinung leicht eine Erklärung geben. Man weiß schon längst, daß bei einer Konservierung und nachfolgender Alkoholbehandlung, selbst bei sorgfältigster Überführung in die nächst stärkeren Alkoholsorten, eine gleichmäßige Schrumpfung der Zellen eintritt. Andrerseits konnte die Beobachtung gemacht werden, daß beim Verweilen der Zellen in der Kochsalzlösung eine Imbibition der Zellen mit Wasser und somit eine gleichmäßige Aufquellung eintritt.. Der normale Größenzustand der Zellen dürfte deshalb wohl niemals (höchstens bei durchaus isotonischer Lösung) zur Beobachtung gelangen; er wird annähernd in der Mitte liegen zwischen den Größenverhältnissen, welche der Schnitt, und denen, welche das in Kochsalzlösung beobachtete Objekt zeigt. Wenn nun trotz des Bewußtseins, daß die Zellen bei der Konservierung schrumpfen, diese in den Kreis der Betrachtung gezogen werden, so muß den gequollenen Zellen das gleiche Recht zugesprochen werden; sie dürfen nicht als unbrauchbar von der Hand gewiesen werden. Bedingung ist für beide Untersuchungsmethoden, daß das gleiche morphologische Verhalten der Zellbestandteile wahrzunehmen ist; ist dies der Fall, dann ergänzen sich diese beiden extremen Verfahren zum Studium der Zelle in günstiger Weise.

Daß in den Zeichnungen der lebenden Zellen die gleichen Zellgenerationen in ihrer Größe auch unter sich etwas differieren, ist auch keineswegs verwunderlich. Der Grund dafür liegt in der verschieden langen Einwirkung der Kochsalzlösung. Konnte z. B. eine gewünschte Zelle sehr bald im Präparat aufgefunden werden, so war die Zelle noch nicht sehr stark gequollen, im andern Falle hat sie vielleicht ihr Maximum an Größe erreicht. Dies ist wohl dann der Fall, wenn das osmotische Gleichgewicht zwischen Kochsalzlösung und protoplasmatischer Flüssigkeit in der Zelle hergestellt ist.

Nach dieser Abschweifung soll nun zur Besprechung der Spermatocyten übergegangen werden.

Sobald die letzte Spermatogonienteilung vollzogen ist, schließen sich die jungen Spermatocyten eng aneinander, so daß sich ihre Zellgrenzen berühren. Sie geben ihre runde Form auf, ihre Seiten flachen sich ab, sie nehmen eine polyedrische Gestalt an. Dieser äußere Umstand hat für uns den Vorzug, daß der bei vielen Objekten

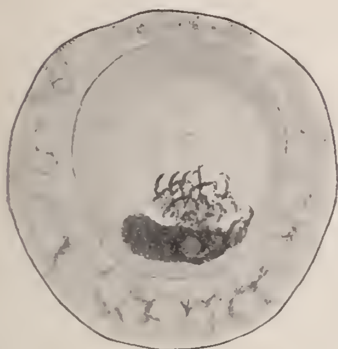
schwer zu beobachtende Übergang der Spermatogonien in die nächstfolgende Reifungsphase gut zu erkennen ist. Aber auch durch die Lage der Zellen im Hodenfollikel kann ihr verschieden hohes Alter erschlossen werden. Während an der Peripherie noch lebhafte Spermatogonienteilungen stattfinden, erfolgt im Centrum der Zusammenschluß der Spermatocyten der ersten Ordnung, die jetzt in das Synapsisstadium eingetreten sind.

Diese Anordnung der Zellgenerationen verschieden hohen Alters in einem bestimmten Follikel ist ja an und für sich nichts Merkwürdiges, es ist sogar das Gewöhnliche, daß von der Zellperipherie aus nach innen die Zellen an Alter zunehmen. Aber nicht oft sind die Übergänge sehr scharf. Diese etwas auffallende Tatsache dürfte den Myriopoden zukommen. So konnte auch C. Tönniges bei *Lithobius forf.* eine derartige Anordnung der Zellgenerationen wahrnehmen.

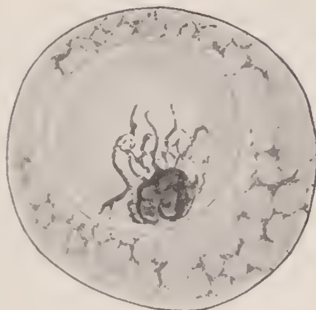
Die Chromosomen der Zellkerne lösen sich nach der Spermatogonienteilung sehr schnell auf, und plötzlich hat sich an einem Pol des Zellkerns das Chromatin in einem dichten Klumpen angesammelt (Fig. 5 und 6). Bei diesen Figuren möchte ich ganz besonders darauf aufmerksam machen, daß hier keine anormalen Bilder vorliegen, die etwa durch die Fixierungsflüssigkeiten hervorgerufen worden wären. In dem gleichen Follikel sind andre Zellen und deren chromatische Substanz in den Kernen ausgezeichnet fixiert. Von Wichtigkeit ist auch für dieses Stadium das Fehlen einer Kernmembran; diese Tatsache beobachtete auch Blackman in demselben Entwicklungsstadium, und ganz neuerdings macht auch Vejdovsky auf diesen Umstand aufmerksam. Das Fehlen der Kernmembran weist auf ein Vorstadium hin für die jetzt sogleich zu besprechenden Spermatocyten, bei denen sich Veränderungen in dem dichten Chromatinklumpen zeigen; dieses Stadium wird seit Moore als Synapsis im engeren Sinne angesprochen.

Die Textfiguren 1—5 geben diese Reifungsphase nach Beobachtungen im lebenden Objekt wieder; diese Bilder sind deshalb von Bedeutung, weil manche Autoren, wie Meves, Schreiner, Tellyesnitzky, an der wirklichen Existenz der Synapsis zweifeln und behaupten, daß man es hier mit einem Kunstprodukt zu tun hätte, welches durch die Einwirkung der Reagentien hervorgerufen werde. Dieser Ansicht wurde schon oft widersprochen und darauf hingewiesen, daß das allgemeine Vorkommen dieser Bilder bei den meisten tierischen und pflanzlichen Objekten dagegenspricht. Während der Abfassung

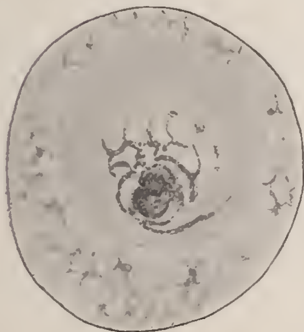
Textfig. 1.



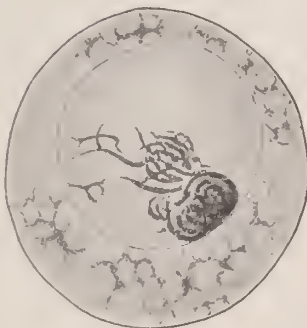
Textfig. 2.



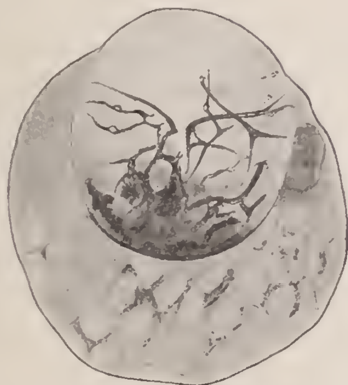
Textfig. 3.



Textfig. 4.



Textfig. 5.



Junge Spermatocyten nach dem Leben beobachtet.

dieser Untersuchungen erschien die Arbeit von VEJDOVSKY, betitelt: »Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung«; hier konnte auch dieser Forscher das Synapsisstadium im Leben beobachten und aus diesen und andern (theoretischen) Gründen die Ansicht, die Synapsis wäre ein Artefakt, zurückweisen.

Es dürften wohl keine Zweifel an der wirklichen Existenz nach den bei *Pachyiulus* gemachten lebenden Beobachtungen bestehen.

Während sich also im Synapsisstadium das Chromatin an dem einen Pol des Kerns angesammelt hat, erscheint der übrige Kernraum glashell, er dürfte so gut wie vollständig chromatinlos sein. Der Chromatinklumpen färbt sich so intensiv, daß man nicht entscheiden kann, ob in ihm das Chromatin in losen isolierten Körnern aufgespeichert ist, oder ob die Chromatinkörner hintereinander aufgereiht sind. Die letztere Vermutung dürfte aber die richtigere sein, denn in den weiteren Entwicklungsvorgängen ist neben dem dichten Klumpen deutlich ein zierliches Flechtwerk zu erkennen, auf dem, durch Lücken getrennt, kleine und anfangs nur wenige Chromatinkörner liegen (Fig. 7, 8, 9).

In dem geschilderten Zustand scheint die Kernsubstanz längere Zeit zu verweilen, denn ohne jedwede Veränderungen zeigen oft sämtliche Zellen im ganzen Follikel dieses Aussehen.

In der Postsynapsis erfolgt die Auflösung des Chromatinhaufens. Sie geht folgendermaßen vor sich. Zunächst entspringen radienartig einige Fädchen der dichten Chromatinanhäufung und durchziehen den hellgebliebenen Kernraum; trotz ihrer Zartheit heben sie sich deutlich ab. Auf den Fäden ruhen zunächst nur geringe Mengen von Chromatin in Form von kleinen Körnchen (Fig. 8 und 9). Die Fäden streben alle der Kernmembran zu.

Mit dem Fortschreiten der Ausstrahlung der Fäden zerfällt der am Pol gelegene dichte Chromatinklumpen in mehrere Portionen, und die Fäden selber werden nun mit größeren Chromatinkörnern, die hintereinander aufgereiht sind, beladen (Fig. 10, 11).

Betrachtet man die Fäden näher, so sieht man, daß sie doppelt sind. Ihr paralleler Verlauf wird manchmal durch etwas größeren Abstand der Einzelfäden gestört. (Einige Male sah ich auch eine Überkreuzung der Fäden; leider fand ich jene Zellen bei einer verspäteten Absicht, sie zu zeichnen, nicht mehr auf meinen Schnitten. Wie aus der theoretischen Betrachtung meiner Auffassung über die Reifungsvorgänge bei *Pachyiulus* aber hervorgehen wird, ist die

Doppelfädennatur, besonders die Überkreuzung der Fäden, nur von untergeordneter Bedeutung).

Deutlich erkennt man nun im weiteren die Chromatinkörner aut ihren Bahnen, sie heben sich durch die hellbleibenden Zwischenräume deutlich ab (Fig. 11, 12). In den Figuren 13 und 14 haben bereits alle Fäden an der Kernmembran festen Fuß gefaßt, sie gabeln sich öfters an der Kernmembran und lassen auch dadurch ihre Duplizität erkennen (Fig. 12, 13).

Jetzt bilden sich die definitiven Chromosomen aus. Dies geschieht durch eine Art Appositionsprozeß. Anfangs erkennt man nur kleine chromatische Brocken an der Kernmembran (Fig. 12), diese nehmen allmählich an Größe zu, bis schließlich die Chromosomen ihre definitive Größe erreicht haben (Fig. 13, 14, 15, 16, 17).

Dabei verringert sich die chromatische Substanz, die früher in dem Klumpen an dem einen Pol aufgehäuft lag. Es liegt auf der Hand, daß die Chromosomen aus dem Material des chromatischen Klumpens bestehen. Auf ganz analoge Weise bilden sich die Chromosomen aus dem Chromatinhaufen der Synapsis bei zwei andern Myriopoden, bei *Scolopendra heros* nach Blackman und bei *Lithobius multidentatus* nach E. L. Mark.

Sind bei *Pachyiulus* die definitiven Chromosomen entstanden (Fig. 16, 17), dann ist der chromatische Klumpen verschwunden, seine Substanz hat sich erschöpft. Kurz vor der völligen Auflösung des Klumpens haben die Fäden ihren Konnex mit einem centralen Mittelpunkt verloren (Fig. 15); sie werden jetzt vollständig chromatinlos und haben bald das Aussehen eines Lininnetzes angenommen (Fig. 16, 17).

Aus der Schilderung geht hervor, daß nur die dunkel sich färbenden Brocken als Chromatin angesehen werden konnten. Die zarten Fäden selbst müssen dem Linin gleichgeachtet werden, welchem die wichtige Aufgabe zugeschrieben werden dürfte, als die Wege zu dienen, auf welchen der Transport der Chromatinkörner zur Kernperipherie hin bewerkstelligt werden konnte. Diese Bedeutung und Aufgabe der Fäden hob ganz besonders A. Brauer bei den Spermatocyten von *Ascaris meg.* hervor.

Betrachtet man die fertiggebildeten Chromosomen nun bei *Pachyiulus*, so muß man sie als Tetraden bezeichnen, sie bestehen aus vier Chromatinportionen (Chromatiden). Bei einer seitlichen Ansicht (Fig. 14, 15, 16, 17) erkennt man an einem Chromosom, durch einen deutlichen Spalt geschieden, zwei längliche Chromatinstäbe. Vom Pol aus be-

trachtet, zeigen sich deutlich vier Chromatiden, die durch zwei sich kreuzende Furchen voneinander geschieden sind (Fig. 17). Aus dieser Schilderung der Chromosomen geht hervor, daß die vier Chromatiden längliche Stäbe sein müssen, deren Querdurchmesser bedeutend geringer ist als ihre Länge. Je zwei Chromatiden decken sich bei seitlicher Ansicht vollständig (Fig. 14, 15, 16, 17).

Die außerordentlich wichtige Frage ist nun die, ob im Verlauf des Synapsisstadiums schon eine Reduktion der Chromosomenzahl stattgefunden hat. Dies ist nun nicht der Fall. Die Beobachtung am lebenden Objekt kam mir für die durchaus sichere Entscheidung dieser Frage vorteilhaft zustatten. Die Textfigur 6 zeigt eine Spermatocyte erster Ordnung mit ihren ausgebildeten Chromosomen. Die Doppelfäden sind verschwunden, die Chromosomen also definitiv fertig. Die Kernmembran ist noch vorhanden, es liegt also ein Stadium kurz vor der Einbeziehung in die Spindel der ersten Reifungsteilung vor. Die Tetradenkonfiguration, d. h. die vier Chromatiden in je einem Chromosom, ist im lebendem Zustande nicht ersichtlich. Aber die würfelförmige Gestalt der Chromosomen dieser Spermatocyte erster Ordnung ist unschwer zu erkennen. Eine Verwechslung mit einer Spermatogonie, deren Chromosomen, wie bereits bekannt ist, längliche Form besitzen, ist also gänzlich ausgeschlossen. In den Kernen der Spermatogonien befand sich, wie früher gezeigt wurde, die Chromosomenzahl 24 bzw. 25.

Die Spermatocyte erster Ordnung der Textfigur 6, welche nach dem Leben beobachtet ist, somit eine vollständige Zelle darstellt, läßt 21 Chromosomen erkennen; davon sind vier ganz besonders groß, so daß es sehr wahrscheinlich ist, daß diese vier großen Chromosomen keine Einzelchromosomen sind, sondern daß je zwei Chromosomen dicht nebeneinanderliegen. (Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, daß die Chromosomen im ungefärbten Zustand weniger scharf zu erkennen sind als im fixierten, gefärbten Präparat. Zu erwähnen ist für die Textfigur 6, daß das Protoplasma nicht mit eingezeichnet werden konnte. Es mußte naturgemäß die lebende Zelle möglichst schnell gezeichnet und vor allem der Kerninhalt ins Auge gefaßt werden. Die Struktur des Protoplasmas zeigte in dieser Zelle den gleichen wabigen Bau wie die Zellen der Textfiguren 1—5.)

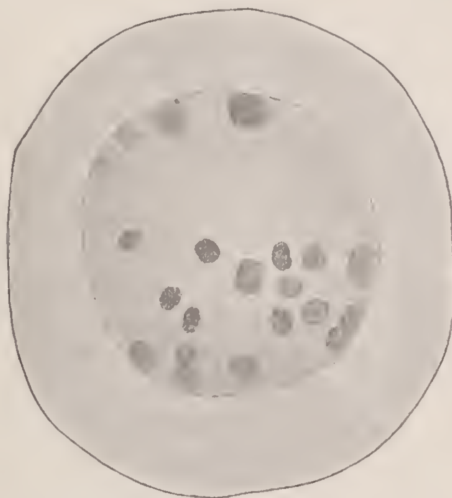
Die Spermatocyte erster Ordnung (Textfig. 6) zeigt also noch 25 Chromosomen, eine gleiche Anzahl wie die Spermatogonien. Eine Reduktion auf die halbe Anzahl

der Chromosomen, die 12 bzw. 13 betragen müßte, ist also jetzt noch nicht eingetreten.

Dieser nach dem Leben gemachte Befund dürfte nun schon genügen für die sichere Entscheidung, daß nach durchlaufener Synapsis und noch vor Eintritt der Chromosomen in die Äquatorialplatte der Spermatocyten erster Ordnung keine Reduktion der Normalzahl der Chromosomen stattgefunden hat.

Diese Tatsache ist von so großer Wichtigkeit, daß sie auch in den Schnittpräparaten festgestellt werden muß.

Textfig. 6.



Ältere Spermatocyte erster Ordnung nach dem Leben beobachtet.

Bei der Herstellung der Schnittpräparate wurde für das fragliche Stadium die Dicke von vier Mikra benutzt. Mit zwei Schnitten ist eine Zelle aufgebraucht. Es dürfte somit die Dicke einer Zelle etwa 8 Mikra betragen. In den Kernen der Zellen erkennt man nun auf den Schnittpräparaten fast immer 10 bis 14 Chromosomen (Fig. 16, 17). Eine geringere Anzahl kommt selten vor und dies nur dann auf ganz dünnen, flachen Schnitten, die sich natürlich auch nicht vermeiden lassen. Aber, wie gesagt, bei ungefähr 4 μ dicken Schnitten schwankt die Anzahl der Chromosomen zwischen 10—14. Die Zahl 14 (Fig. 17) z. B. übersteigt nun schon an und für sich die reduzierte Zahl, die 12 bzw. 13 betragen müßte. Es ist aber auch gar nicht denkbar, daß jedesmal ohne Ausnahme im folgenden Schnitt sämtliche Chromosomen aus dem vorhergehenden wieder getroffen sind. Der Zellkern selbst hat ja die Form einer Kugel, bei der Bildung der Chromosomen zeigte es sich, daß alle Chromosomen an der Peripherie des Kerns sich postierten, also auf der Kugeloberfläche.

Zwei Arten von Bildern ergeben sich beim Schnittpräparat. Entweder, es wird aus der Kugel ein Segment derartig herausgeschnitten,

daß die runde Vorder- und Rückfläche der Kugel wegfällt (Fig. 16). In diesem Falle liegen alle Chromosomen im Kreise, das Centrum ist frei von Chromosomen. Im zweiten Fall ist der Schnitt, welcher ja eine gewisse Dicke hat, derart geführt, daß die eine runde Kugeloberfläche nicht verletzt ist; dann erkennt man außer den randlich gelagerten Chromosomen auch solche an der Vorder- bzw. Rückseite der Kernkugel (Fig. 17). Die zarte Kernmembran dürfte vollständig durchsichtig sein, also die Chromosomen nicht verdecken.

Die Lage der Chromosomen auf der Oberfläche der Kernkugel schließt also gewiß aus, daß alle Chromosomen des vorhergehenden Schnittes im nächstfolgenden wieder getroffen sind; nur ganz ausnahmsweise wäre dies vielleicht bei einer ganz geringen Anzahl von Chromosomen möglich. Wenn nun, wie gezeigt wurde, der Schnitt die große Anzahl zwölf oder sogar 14 Chromosomen aufweist, so ist damit gesagt, daß eine Reduktion der Chromosomenzahl noch nicht erfolgt ist.

Für diese durchaus richtige Anschauung sind schließlich die Figuren 18 und 19 von Bedeutung. Hier ist ein Stadium wiedergegeben, welches die Chromosomen unmittelbar vor ihrer Einstellung in die Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung zeigt. Man sieht ja in der Fig. 19 die noch unfertige Spindel. Man zählt in der Fig. 18, 16 Chromosomen, in der Fig. 19, 15 bzw. auch 16, eines ist nur gerade noch angeschnitten. Obwohl in den beiden Bildern nicht alle Chromosomen bei diesen seitlichen Schnitten getroffen sind, zeigt doch schon dieser Teil der Chromosomen eine weitaus größere Anzahl von Chromosomen als die durch die Normalzahl 24 bzw. 25 zu erwartende reduzierte Zahl 12 bzw. 13.

Sobald aber die Chromosomen in die Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung eingelagert sind, ist die Reduktion eingetreten; es weist die günstig getroffene Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung 12 bzw. 13 Chromosomen auf (Fig. 20). (Die Zahlenangabe zwölf macht auch Silvestri für die Chromosomen der Spermatocyten erster Ordnung in der Äquatorialplatte bei *Pachyiulus com.* [Savi].)

Es ergibt sich für mein Objekt die unbedingte Folgerung, daß je zwei univalente Chromosomen zur Bildung eines bivalenten Chromosoms zusammengetreten sind, womit die Reduktion (Scheinreduktion) der Chromosomenzahl vollzogen ist.

Es muß die Frage aufgeworfen werden, auf welche Weise die Bildung der bivalenten Chromosomen zustande kam.

Betrachtet man die Chromosomen in der Äquatorialplatte (Fig. 20), so sieht man, daß sie sowohl bei einer seitlichen Ansicht als auch bei einer Polansicht stets vier Chromatiden erkennen lassen. Es läßt dies sofort den sicheren Schluß zu, daß diese Chromosomen nun aus acht Chromatiden bestehen, im Gegensatz zu den univalenten Chromosomen, die nur aus vier Chromatiden bestanden und deshalb nur von der Polansicht vier Chromatiden zeigen, von der Seitenansicht zwei längliche Chromatinstäbe (Fig. 14, 15, 16, 17).

Das morphologische Aussehen der bivalenten kann nur die einzig mögliche Deutung zulassen, daß sich je zwei univalente Chromosomen parallel zueinander angelegt haben. Wäre die Bivalenz etwa dadurch erfolgt, daß sich die univalenten Chromosomen hintereinander, an ihren beiden Enden angelegt hätten, wie dies von Korschelt und Th. Montgomery jun. bei ihren Objekten beschrieben wird, so müßte bei *Pachyiulus* eine seitliche Ansicht der bivalenten Chromosomen vier Chromatiden erkennen lassen. Eine derartige Anordnung der bivalenten Chromosomen konnte ich in der Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung nicht bemerken.

Wohl aber Silvestri, dessen Darstellung der Chromosomenindividuen in der Tat, wenigstens zum Teil, die Anordnung erkennen läßt, daß man zwei seitliche Reihen von je vier Chromatiden wahrnimmt (vergl. Fig. 1 der genannten Arbeit). Ich bezweifle nicht, daß Silvestri derartige Bilder gesehen hat. Für ihre Deutung gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder hat das Mikrotommesser die parallel angeordneten univalenten Chromosomen, die vielleicht nur lose miteinander verbunden sind, auseinandergezerrt, oder aber es zeigt die Äquatorialplatte nach Silvestri den Beginn der Aneinanderlegung der univalenten Chromosomen zur Bildung der bivalenten.

Letzterer Fall scheint mir sogar der wahrscheinlichere, denn auch in meiner Figur 18 erkennt man rechts oben, dicht aneinandergelegen, zwei univalente Chromosomen, die ihre Zusammensetzung aus je vier Chromatiden noch erkennen lassen. Beide univalente Chromosomen ergeben je zwei seitliche Reihen, aus je vier Chromatiden bestehend. Diese beiden univalenten Chromosomen dürften eben im Begriff sein, ein bivalentes Chromosom zusammen zu bilden, durch ein Hintereinanderschieben und dann parallele Anordnung der univalenten Chromosomen; dadurch kommt das bivalente Chromosom zustande.

Die vorher ausgesprochenen Überlegungen und das morphologische Aussehen der Chromosomen in der Äquatorialplatte, also die

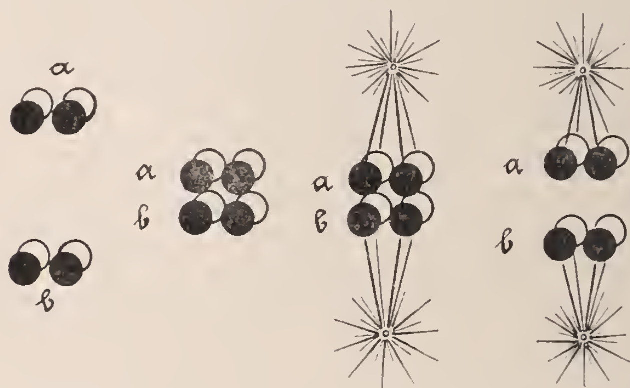
Darbietung von immer vier Chromatiden, sowohl bei Pol- wie auch bei seitlicher Ansicht, läßt nur die einzig mögliche Deutung zu, daß die bivalenten Chromosomen durch parallele Anordnung der univalenten Chromosomen entstanden sein konnten.

I. Reifungsteilung.

Nachdem die Entstehung der bivalenten Chromosomen besprochen wurde und bekannt ist, daß diese aus acht Chromatiden bestehen, ist daraus der Modus der Reifungsteilungen mit Sicherheit zu erkennen.

In der Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung liegen, wie

Textfig. 7.



Schema der Prophasen der ersten Reifungsteilung sowie des Verlaufes der ersten Reifungsteilung.

schon bekannt, 12 bzw. 13 bivalente Chromosomen (Fig. 20). Die ungerade Zahl 13 wird durch das accessorische Chromosom bedingt, welches, wie aus seinem Verhalten bei den Reifeteilungen hervorgehen wird, univalent geblieben ist.

Die erste Reifungsteilung trennt nun die bivalenten Chromosomen an ihrer Konjugationsstelle wieder voneinander, so daß je zwölf univalente Chromosomen in jede Tochterzelle eingehen müssen.

Es hat somit eine Verteilung ganzer Chromosomen, eine Reduktionsteilung im Sinne Weismanns, stattgefunden.

Ganz klar zeigt auch das accessorische Chromosom die Reduktionsteilung. Es wird in der ersten Reifungsteilung von einer von einem Pol ausgehenden Mantelfaser erfaßt und in die Nähe des Poles einer Tochterzelle gezogen (Fig. 21, 24). Wie in den Spermatogonienteilungen, zeichnet sich das accessorische Chromosom auch in den

Reifeteilungen durch sein Nachhinken aus; die Fig. 23 zeigt diesen Vorgang in recht anschaulicher Weise.

Der Modus des Teilungsvorganges der Spermatocyte erster Ordnung ist nun nochmals in beistehender Textfigur 7 schematisch dargestellt.

Wenn *a* und *b* die in den Prophasen der ersten Reifungsteilung konjugierten, je aus vier Chromatiden bestehenden Chromosomen darstellen, so werden diese in der ersten Reifungsteilung sofort wieder voneinander getrennt.

Bei *Locusta* nahm Otte eine Bildung der bivalenten Chromosomen durch Aneinanderlegung zweier isolierter Fäden in dem Synapsisstadium an und behauptet ganz allgemein, es wäre nicht denkbar, daß die copulierten Chromosomen sofort in der ersten Reifungsteilung sich wieder trennen. Mir scheint dagegen, daß eine baldige Trennung der bivalenten Chromosomen, also schon in der ersten Reifungsteilung, mit dem gleichen Recht anzunehmen ist.

II. Reifungsteilung.

Ein eigentliches Ruhestadium zwischen der ersten und zweiten Reifungsteilung besteht nicht. Eine Rekonstruktion der Kerne bzw. eine Auflösung der Chromosomen vor ihrem Eintritt in die Äquatorialplatte der zweiten Reifungsspindel findet nicht statt. Nur wird um die Chromosomen der Spermatocyten zweiter Ordnung eine vorübergehende zarte Membran ausgeschieden (Fig. 26). Diese wird aber kaum berechtigen, von einem Ruhestadium zu sprechen, zumal die Membran sehr bald verschwindet.

Auch Blackman erkennt bei einem andern Myriopoden, *Scolopendra heros*, jene Membran, die die Chromosomen der Spermatocyten zweiter Ordnung vor ihrer Teilung umgibt.

Wie bei der ersten Reifungsteilung bei *Pachyiulus* gezeigt wurde, waren in die eine Hälfte der Spermatocyten zweiter Ordnung zwölf univalente »gewöhnliche« Chromosomen und das eine accessorische Chromosom eingetreten; die andre Hälfte ist nicht im Besitz eines accessorischen Chromosoms.

In der zweiten Reifungsteilung werden nun alle Chromosomen, mit Einschluß des accessorischen Chromosoms, gemäß einer Äquationsteilung in ihre beiden Hälften zerlegt (Fig. 27, 28, 29, 30, 31).

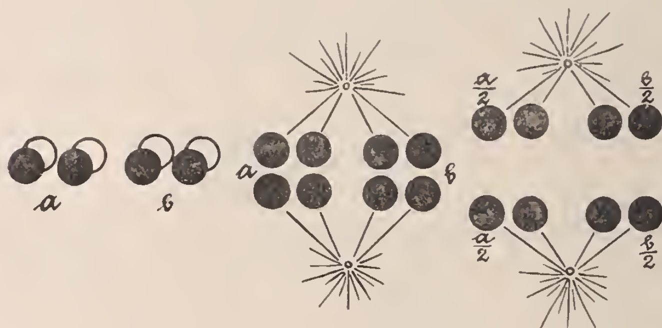
Jedes Chromosom bestand beim Eintritt in die Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung, wie gezeigt wurde, aus vier Chroma-

tiden, ihr Teilungsprodukt besteht demgemäß noch aus zwei Chromatiden, welche durch eine mediäre Lininschicht miteinander verbunden sind. Äußerlich haben also die entstandenen Chromosomen das Aussehen von Diaden, sie sind aber selbstverständlich univalent. Auch MARCUS fand bei *Ascaris canis* nach der letzten Teilung Dyaden, die ebenfalls univalent sind.

Der bei *Pachyiulus* geschilderte Vorgang ist aus den Figuren 27, 28, 29, 30, 31 in klarer Weise ersichtlich und in der Textfigur 8 nochmals schematisch dargestellt.

Die Durchteilung der Chromosomen muß nicht immer bei sämtlichen Chromosomen zu gleicher Zeit vor sich gehen, wie Figur 30 zeigt. Hier sind die beiden mittleren Chromosomen schon in ihre

Textfig. 8.



Schema der zweiten Reifungsteilung.

beiden Hälften zerlegt, während die zu ihren beiden Seiten gelegenen Chromosomen noch ungeteilt in der Äquatorialplatte liegen. Der größte Nachzügler ist wieder das accessorische Chromosom, es ist bis jetzt noch gar nicht in die Äquatorialplatte eingetreten. Erst zu einer Zeit, wo sich die übrigen Chromosomen schon nach ihrer Teilung weit voneinander getrennt haben und in der Zelle schon beinahe das Telophasestadium erreicht wird, wird das accessorische Chromosom durchgeteilt (Fig. 31).

Dieses hat sich also bei allen Teilungen während der Genese durch sein träges Nachhinken ausgezeichnet.

In der Telophase der zweiten Reifungsteilung lagern sich die Chromatinelemente enge aneinander, das accessorische Chromosom ist dann von den übrigen nicht mehr zu unterscheiden (Fig. 32).

Kurz vor der Trennung der durch die letzte Reifungsteilung entstandenen Tochterzellen scheinen zunächst einige Chromosomen

zu verschmelzen (Fig. 33, 34); darauf lösen sich sehr bald und schnell, noch bevor sich die jungen Spermatiden trennen, die Chromosomen auf (Fig. 35). Das Chromatin grenzt sich mit einem hellen Hof gegen das umgebende Protoplasma ab (Fig. 35), umgibt sich mit einer Membran und wird zum Kern der jungen Spermatide.

Allgemeine Erörterungen.

Für die Beurteilung der Reifungserscheinungen und der dabei sich abspielenden Reduktionsvorgänge ist die sog. Scheinreduktion der Chromosomen von ganz besonderer Wichtigkeit. Diese Scheinreduktion wurde bei fast allen der untersuchten Organismen wahrgenommen. Bei *Zoogonus mirus* und bei *Polystomum integerrimum* soll sie nach der Darstellung GOLDSCHMIDTS nicht stattfinden, sonst ist sie recht allgemein verbreitet, und es sei zunächst ein kurzer Überblick über die von den Autoren gemachten Angaben über das Zustandekommen der Scheinreduktion gegeben.

Nach KORSCHELT bei *Ophryotrocha* und MONTGOMERY bei *Peripatus* findet die Scheinreduktion dadurch statt, daß je zwei Chromosomen an ihren Enden miteinander verkleben. Nach der Darstellung KORSCHELTS findet diese Verklebung kurz vor der Trennung der beiden Komponenten der ersten Reifungsteilung statt.

Die Annahme der endweisen Copulation der Chromosomen wurde von GRÉGOIRE und DETON, GOLDSCHMIDT, MEVES angefochten. Die MONTGOMERYschen Objekte deutet GOLDSCHMIDT als eine unvollständige Segmentierung eines einheitlichen Knäuels. Dagegen wäre wiederum einzuwenden, daß das Bestehen eines einheitlichen Knäuels in dem Synapsisstadium nur selten mit vollständiger Sicherheit beobachtet werden konnte.

Die von KORSCHELT vertretene Ansicht über die Bildung der bivalenten Chromosomen wird von GRÉGOIRE und DETON dahin gedeutet, daß es sich in diesem fraglichen Stadium nicht um ein Zusammenlegen zweier Chromosomen, sondern um eine frühe Trennung derselben handelt.

Auch K. u. E. SCHREINER fechten die Darstellung KORSCHELTS an und vertreten die Anschauung, daß bei *Ophryotrocha* in den Prophasen der ersten Reifungsteilung die Bivalenz der Chromosomen durch Aneinanderlegung zweier vorher getrennter Chromatinfäden zustande kommt.

Dieser Bildungsmodus wird von A. und K. E. SCHREINER bei allen von ihnen daraufhin untersuchten Objekten vertreten. Vor

A. und K. E. Schreiner war es besonders Winiwarter, welcher bei seiner Untersuchung über die Oogenese der Säugetiere die Annahme machte, daß in den Prophasen der ersten Reifungsteilung je zwei chromatische Fäden sich aneinanderlegen und dann zu einem einzigen verschmelzen.

Dieser Anschauung der Bildungsweise der bivalenten Chromosomen schlossen sich dann an: Allen und Berghs bei pflanzlichen Objekten, Marcus bei *Ascaris canis*, Maréchal bei Teleostiern, Schäfer und Dawson bei *Dytiscus marg.*, Otte[1]) bei *Locusta vir.*, Bonnevie bei Gastropoden.

Diesen Ansichten treten mit Entschiedenheit Fick, Goldschmidt, Meves, Häcker entgegen, nach deren Meinung der Beweis für die Annahme, es hätten sich in den Prophasen zwei isolierte dünne Chromatinfäden, welche zwei somatischen Chromosomen entsprechen sollen, zu einem Doppelfaden = einem bivalenten Chromosom zusammengelegt, nicht erbracht ist.

Die einzelnen Fäden auf den Schnittpräparaten, besonders bei einer großen Anzahl zu zählen, dürfte allerdings ausgeschlossen sein. Aber vielleicht wäre es möglich, die Chromosomen, nachdem sie sich durch die Verkürzung der Fäden, wie dies durch die Autoren angegeben wird, herausgebildet haben, kurz vor der Einstellung in die Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung zu zählen. Ich vermisse einen derartigen Versuch in denjenigen Arbeiten, welche eine Reduktion der Chromosomen durch Aneinanderlegung zweier vorher getrennter Chromosomenfäden in dem Synapsisstadium bzw. in den Prophasen der ersten Reifungsteilung annehmen. Die sichere Angabe, ob vor Einstellung der ausgebildeten Chromosomen in die Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung die reduzierte Chromosomenzahl wirklich vorhanden ist oder nicht, wäre allein entscheidend für die strittige Frage. So lange aber der Nachweis der wirklichen Reduktion nicht erbracht ist, verlieren alle die theoretischen Betrachtungen, die auf der besprochenen Grundlage basieren, außerordentlich an Sicherheit. So ist absolut nicht feststehend, daß jeder Einzelfaden einem somatischem Chromosom entspricht (Schreiner, Otte, Schäfer usw.), und ebenso gewagt ist die Annahme, daß bei

[1]) In einem Referate über die Ottesche Arbeit schreibt Goldschmidt, daß er »die Interpretation«, die Otte seinen Bildern gibt, für irrig hält. G. teilt mit, daß demnächst von andrer Seite näheres mitgeteilt wird. Davis kommt bei der Untersuchung von Acrididae und Locustidae zu Anschauungen, die von den Otteschen stark abweichen.

der Copulation der eine Faden väterlicher und der andre mütterlicher Abkunft ist.

Im übrigen gehen die Autoren, trotz der gleichen Vorstellung bei der Reduktion der Chromosomenzahl in ihren weiteren Betrachtungen über den Verlauf der Reifungsteilungen auseinander. SCHÄFER nimmt für *Dytiscus marg.* in den zwei Reifungsteilungen zweimalige Äquation an, DAWSON beim gleichen Objekt (die später erschienene Arbeit von DAWSON berücksichtigt die SCHÄFERsche nicht) eine Reduktionsteilung im Sinne WEISMANNS in der ersten Reifungsteilung, in der zweiten Teilung eine Äquation. (Die verschiedenen Angaben, die die beiden genannten Autoren bezüglich der Centralkörper machen, SCHÄFER sah V-förmige, DAWSON punktförmige in den Spindeln der ersten Reifungsteilung, dürfte nicht ohne weiteres zur Annahme berechtigen, daß die Autoren verschiedene Species untersucht haben; die gleichen Kontroversen bezüglich der Form der Centralkörper finden sich bei *Blatta germ.* nach WASSILIEFF und STEVENS. Es ist deshalb möglich, daß nur bei bestimmten Präparationsweisen die V-förmigen Centrosomen zu erkennen sind.)

Wie SCHÄFER und DAWSON, so deuten A. und K. E. SCHREINER und OTTE den Reifungsmodus bei *Locusta virid.* auf verschiedene Weise, trotz der gleichen Vorstellung bei der Bildung der bivalenten Chromosomen; sie soll, wie bei *Dytiscus marg.*, durch die Konjugation zweier vorher isolierter Fäden in den Prophasen der ersten Reifungsteilung zustande kommen. A. und K. E. SCHREINER erklären die erste Reifungsteilung bei *Locusta vir.* für eine Reduktionsteilung im Sinne WEISMANNS, OTTE nimmt wie SCHÄFER zweimalige Äquationsteilung an.

Die Differenzen, welche sich bei *Locusta* und *Dytiscus* ergaben, zeigen, daß wohl die Grundannahme bei der Bivalenzbildung der Chromosomen unrichtig ist. Dieser Konjugationstypus, den besonders A. und K. E. SCHREINER bei einer ganzen Reihe von Objekten anwenden, wird ja auch, wie oben schon gesagt, in neuester Zeit einer äußerst scharfen Kritik durch FICK, GOLDSCHMIDT, HÄCKER, MEVES unterzogen. Diese Autoren sind sich alle darin einig, daß der von A. und K. E. SCHREINER angenommene Konjugationstypus einer frühen Längsspaltung der Chromosomen gleichzuachten ist.

Diese Auslegung wäre in der Tat die naheliegendste, ist aber nur dann von großer Bedeutung, wenn in den späteren Reifungsteilungen mit Sicherheit erkannt werden kann, daß eine Teilung der Chromosomen durch den angedeuteten Längsspalt erfolgt.

Der Konjugationstypus von A. und K. E. SCHREINER mußte bei *Pachyiulus* sehr wohl in Erwägung gezogen werden, da in ganz analoger Weise wie bei den SCHREINERschen Objekten der parallele (sich überkreuzende) Verlauf von chromatischen Doppelfäden in dem Synapsisstadium wahrgenommen wurde. Aber trotz dieser äußeren Ähnlichkeit konnte im speziellen Teil nachgewiesen werden, daß damit keineswegs eine wirkliche Copulation von Doppelfäden angedeutet war; denn die Reduktion der Chromosomenzahl hat nach Fertigstellung der aus den Doppelfäden entstandenen Chromosomen nicht stattgefunden. Der Nachweis konnte durch die Erfüllung der denkbar größten Anforderung, durch einen Befund und eine Beobachtung am lebenden Objekt geliefert werden. Es konnte im speziellen Teil gezeigt werden, daß eine Spermatocyte erster Ordnung im lebenden Zustand noch die unreduzierte Normalzahl der Chromosomen wie die Spermatogonien, also eine Zahl von 24 bzw. 25 aufwies. Auch die weiterhin am Präparat gemachten Analysen für die Prophasen der ersten Reifungsteilung führten zu dem unbedingten Schluß, daß bei den aus den Doppelfäden hervorgegangenen Chromosomen vorerst noch keine wirkliche oder auch nur scheinbare Reduktion der Chromosomenzahl eingetreten war. Diese erfolgte, wie gezeigt wurde, erst direkt bei der Einstellung der Chromosomen in die Äquatorialplatte.

Aber auch die von den oben genannten Gegnern der SCHREINERschen Konjugationshypothese gemachte Auslegung der Bilder in der Synapsis, daß nämlich der Spalt in den Doppelfäden einer frühen Längsspaltung gleichzuachten sei, kann bei *Pachyiulus* nicht ohne weiteres Anwendung finden. Es wäre hier sehr gewagt zu behaupten, daß der Längsspalt in den Chromosomenfäden bei den fertigen Chromosomen erhalten bleibt. Die Entstehung der Chromosomen geschieht hier durch eine Art Appositionsprozeß. Succesive lagern sich die aus dem dichten Chromatinballen auswandernden Chromosompartikelchen für je ein bestimmtes Chromosom an einer bestimmten Stelle der Kernmembran ab. Eine morphologische Gesetzmäßigkeit ist bei diesem Prozeß, bei der Ablagerung der Chromatinsubstanz, nicht zu beobachten. Die noch unfertigen Chromosomen sind in ihrer Form noch nicht fixiert. Erst nachdem für jedes Chromosom die bestimmte Masse von chromatischer Substanz abgelagert ist, entsteht die Tetradenform der Chromosomen, durch je zwei Furchen ist die Chromatinsubstanz voneinander getrennt. Welcher Spalt nun dem früheren

in den Fäden der Synapsis entspricht, ist absolut nicht zu sagen. Die Beantwortung einer derartigen Frage ist durch den morphologischen Bau der Chromosomen während der Reifungsteilungen bei *Pachyiulus* auch vollständig überflüssig. Da die univalenten Chromosomen aus vier, die bivalenten aus acht Chromatiden bestehen, konnte im vorhergehenden gezeigt werden, daß in der zweiten Reifungsteilung die Trennung der univalenten Chromosomen durch einen in den Tetraden sichtbaren Spalt geht, womit die echte Mitose bzw. Äquationsteilung ausgedrückt ist. Es ist vollständig gleichgültig, ob der Trennungsspalt dem in den Fäden des Synapsisstadiums identisch ist oder nicht, da die Bedingung für eine Äquationsteilung im Sinne WEISMANNS durch die Trennung zweier Spaltungshälften eines gleichartigen Chromosoms erfüllt wird. Wie für die zweite Reifungsteilung das vorbildliche Wesen einer Äquationsteilung sich kundgab, so konnte auch für die erste Reifungsteilung der genaue Nachweis einer echten WEISMANNschen Reduktionsteilung im vorhergehenden geführt werden.

Im Gegensatz zu meiner Auffassung steht eine von SILVESTRI an *Pachyiulus com.* vertretene. SILVESTRI glaubt die erste Reifungsteilung als eine Längsteilung (= Äquationsteilung) ansprechen zu müssen, für die zweite Reifungsteilung konnte er dann nicht mit Sicherheit die zu erwartende Transversalteilung konstatieren. Gegen die SILVESTRIsche Arbeit ist einzuwenden, daß der Autor die Entstehung der Chromosomen nicht studiert hat. Es soll die Trennung der Chromosomen durch einen beinahe willkürlich angenommenen Längsspalt erfolgen. Damit dürfte keineswegs ein genügender Beweis für eine wirkliche Äquationsteilung geführt sein. Für die Entscheidung der Modi bei den Reifungsteilungen muß unbedingt das genaue Studium der Genese der Chromosomen vor ihrer Einstellung in die Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung postuliert werden.

Ein Passus in der SILVESTRIschen Arbeit, welcher das morphologische Bild der Chromosomen in der Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung schildert, ist von Interesse: »Nella Fig. 1 abbiamo lo stadio cariocinetico in cui il gomitolo si è spezzato, i cromosomi sono distinti e presentano un'evidente linea longitudinale che accenna alla divisione in due, in ognuno dei quali si distinguono una e più spesso tre linee trasversali, in modo che ognuno resta incompletamente diviso in parti[1]) ch'io interpreto come microsomi«.

[1]) In der Arbeit nicht gesperrt gedruckt.

Diese Zusammensetzung der Chromosomen aus einzelnen Chromatiden (Mikrosomen) hätte zu denken geben können, und wie aus meiner Darstellung zu entnehmen ist, ist diese Konfiguration der Chromosomen von ganz besonderer Bedeutung.

Ein ähnliches Aussehen der Chromosomen, eben das Bestehen aus mehreren Chromatinportionen, wird von E. L. MARK bei einem nahen Verwandten meines Objektes, bei dem Myriopoden *Lithobius forficatus*, geschildert. Die Entstehung der bivalenten Chromosomen beschreibt E. L. MARK in ähnlicher Weise wie MONTGOMERY bei *Peripatus* durch eine end to end-Bildung. Es sollen die bivalenten Chromosomen durch Aneinanderlegung zu U- oder V-förmigen entstanden sein: »The chromatin segments of the reduced number as they arise from the karyosphere are diffuse granular threads (Fig. 18). These soon elongate, and the granules composing them become coarser. The segments assume a variety of shapes, but most often they are roughly U-shaped or V-shaped, just as they were in the early spermatocytes before the entered the karyosphere. At about their middle point, — i. e., at the angle of the V, or at the loop of the U, — there is very often a small gap in the chromatin thread (Figure 18), as has been observed by several investigators on other material (MONTGOMERY etc.). This undoubtedly represents the point at wich the conjugating chromosomes united during synapsis«.

Dieser Konjugationsprozeß scheint aber nicht recht klar erkennbar zu sein, so daß die Veranschaulichung der vereinigten Chromosomen noch durch eine schematisch nebenbei gezeichnete Figur verständlich gemacht zu werden versucht wird.

Man wird nicht die Möglichkeit ausschließen können, daß die Bildungsweise nach der Darstellung von E. L. MARK vor sich gehen kann. Man kann sich aber nicht des Eindruckes erwehren, daß eine andre Bildungsweise auch möglich wäre.

Kurz vor Einstellung der Chromosomen in die Spindel der ersten Reifungsteilung zeigen die Chromosomen eine Zusammensetzung aus mehreren Chromatinportionen, welche dann durch Zusammenschmelzung Tetraden bilden. »The condensation is accomplished by the fusing together of the chromatin globules composing each chromatid of the tetrad«.

Etwas später schreibt E. L. MARK: »All of the chromatin globules belonging to a chromatid do not fuse at once, but this is a process involving considerable time. Thus the chromosomes may contain a variable number of globules, and these often are of very

different sizes (Plate 1, Figures 24, 25; Plate 2, Figure 26). In other cases chromosomes were found containing from six to ten spherules of approximately equal sizes (Figures 24, 25, 27). The latter fact at first inclined me to the belief, that the chromosomes here were multiple chromosomes similar to those found by Sinéty (:01) and McClung (:05) in insects, where some chromosomes possess as many as ten chromatids. However a study of the chromosomes in the late prophase and in the metaphase (Plate 2, Figures 28, 29, 30) rendered this plausible view untenabel.«

Ohne eine eigene Untersuchung der Chromosomenentwicklung bei *Lithobius* läßt sich nun allerdings nichts mit Bestimmtheit gegen oder für die von E. L. Mark ausgesprochenen Erklärungen sagen. Aber die auffallende Tatsache, daß bei *Lithobius* wie bei dem nahen Verwandten *Pachyiulus* die fertigen Chromosomentetraden aus mehreren Chromatin »globules« bestehen, ist bemerkenswert. Es wäre von hohem Interesse zu erforschen, ob die Anzahl der für eine bestimmte Tetrade notwendigen Chromatin »globules« eine gewisse Gesetzmäßigkeit aufweist. Sollte sich diese herausstellen, dann wäre es vielleicht möglich, aus der Zusammensetzung der Tetraden ähnliche Schlüsse zu ziehen wie bei *Pachyiulus*, die dann weiterhin für die Beurteilung und Feststellung der obwaltenden Reifemodi von nicht untergeordneter Bedeutung sein dürften.

Das accessorische Chromosom.

Besondere Aufmerksamkeit widmete man in den letzten Jahren bei der Reifung der Geschlechtszellen jenen Chromosomen, welche sich durch differente Größe und Form von den übrigen in der Zelle auszeichnen. Sie haben je nach ihrem morphologischen Aussehen verschiedene Namen erhalten, und man hat auch schon versucht, eine gewisse Klassifikation bei ihnen vorzunehmen. Ich kann für diese nicht uninteressanten Zusammenstellungen auf diesbezügliche Arbeiten von Montgomery, Gutherz und Wassilieff verweisen. Für das bei *Pachyiulus* aufgefundene Sonderchromosom will ich den eingebürgerten Namen »accessorisches« Chromosom beibehalten.

Bei einer ganzen Reihe von Tiergruppen sind jene interessanten Sonderchromosomen in den Geschlechtszellen, ja sogar in den Somazellen festgestellt worden. Die größte Verbreitung haben sie wohl bei den Insekten, bei den Myriopoden sind sie schon früher durch Blackman aufgefunden worden, und sogar bei den

Mollusken konnten sie in jüngster Zeit von KLEINERT[1]) konstatiert werden.

Die Studien, welche diesen Sonderchromosomen gelten, halten deshalb das Interesse wach, weil man dadurch die Erkenntnis des Problems der sexuellen Differenzierung zu fördern hofft. Ein völlig sicherer Beweis dafür, daß das Spermatozoon bzw. das in ihm enthaltene accessorische Chromosom das Geschlecht der Nachkommen bestimmt, liegt bis jetzt allerdings nicht vor. Einige Autoren, besonders v. LENHOSSEK, bestreiten überhaupt eine derartige Fähigkeit des Spermatozoons. Immerhin ist eine größere Anzahl berufener Autoren geneigt, dem Spermatozoon, wenn auch nicht die ausschlaggebende, so doch in manchen Fällen eine gewichtige Rolle bei der Bestimmung des Geschlechtes zuzuerkennen. Dieser Gedanke wurde wohl zuerst von MC CLUNG ausgesprochen, eben auf Grund der vorgefundenen eigenartigen Sonderchromosomen in den Geschlechtszellen. Nach MC CLUNG war es SUTTON, welcher dafür eintrat, daß diejenigen Spermatozoen, welche im Besitz eines accessorischen Chromosoms sind, das männliche Geschlecht der Nachkommen hervorrufen. Auch BOVERI glaubte an die große Wahrscheinlichkeit dieser Hypothese, so lange das accessorische Chromosom nur in den männlichen Geschlechtszellen vorgefunden wurde. Nun zeigte es sich aber weiterhin, daß auch die weiblichen Geschlechtszellen und, was vielleicht von ganz besonderer Wichtigkeit ist, männliche Somazellen derartige Sonderchromosomen aufweisen. Durch diese Befunde wurde aber der Gedanke, daß das Spermatozoon bei der Geschlechtsbestimmung eine Rolle spielt, nicht verlassen, im Gegenteil noch gestärkt. Die Angaben wurden nur dahin modifiziert, daß die mit dem Sonderchromosom ausgestatteten Spermatozoen nicht ohne weiteres das männliche Geschlecht hervorbringen würden, sondern auch in bestimmten Fällen das weibliche.

Bekanntlich hat sich E. B. WILSON durch seine vergleichenden Untersuchungen der männlichen und weiblichen sowie auch der Somazellen bei den gleichen Tierarten große Verdienste erworben.

Bei *Pachyiulus* nun scheint nur den männlichen Geschlechtszellen ein accessorisches Chromosom zuzukommen. Es macht wenigstens SILVESTRI, der die Befruchtung der Iuliden studierte, für die weiblichen Geschlechtszellen keine derartigen Angaben.

Es darf deshalb auch bei *Pachyiulus* an die Möglichkeit gedacht

---

[1]) Zitiert nach ZIEGLER.

werden, daß das accessorische Chromosom eine gewisse Rolle bei der Bestimmung des Geschlechtes spielt. Bei der Entscheidung, welches Geschlecht das accessorische Chromosom möglicherweise beeinflußt, möchte ich mich an eine Hypothese ZIEGLERS anlehnen. ZIEGLER schreibt: »Ich stelle die Hypothese auf, daß diejenigen Chromosomen, welche aus einem weiblichem Individuum stammen, eine etwas größere Tendenz zur Bildung von Weibchen haben und diejenigen Chromosomen, welche aus einem männlichen Individuum stammen, eine größere Tendenz haben zur Bildung von Männchen. Diese Hypothese hat gewiß eine große Wahrscheinlichkeit für sich.«

Hat diese Hypothese ihre Richtigkeit, dann dürfen wir annehmen, daß die Chromosomen im Spermatozoon bei der Befruchtung die Tendenz haben, männliche Individuen hervorzubringen, die im Ei gelegenen die Tendenz, weibliche Nachkommen zu liefern. Diejenigen Spermatozoen nun, welche im Besitz eines accessorischen Chromosoms sind, dürften kraft ihres Plus an chromatischer Substanz über die im Ei enthaltenen Chromosomen bzw. über ihre Tendenz, weibliche Individuen hervorzubringen, prävalieren können.

Beim Eindringen eines mit einem accessorischen Chromosom ausgestatteten Spermatozoons in das Ei dürfte deshalb nach der vollzogenen definitiven Befruchtung ein männlicher Nachkomme die Folge sein.

II. Samenbildung.

A. Die Mitochondrien.

Die mit diesem Namen von BENDA belegten Gebilde treten vornehmlich in den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen der tierischen Organismen auf. Besonders BENDA ist es zu verdanken, daß durch seine wertvolle Fixier- und Färbemethode die Mitochondrien als spezifische Bestandteile in der Zelle erkannt werden konnten. Wie ich eingangs erwähnte, war mir die gewünschte Färbemethode recht gut geglückt und erzielte ich an frischen Präparaten vortreffliche Resultate. Bedauerlicherweise ist die Methode aber recht zeitraubend sowie auch ziemlich launenhaft. Nachdem ich deshalb eine ansehnliche Zahl derartiger Präparate hergestellt und sehr genau durchstudiert hatte, schien es nicht mehr erforderlich, die BENDAsche Methode weiterhin anzuwenden. Meine mit HERRMANNscher bzw. FLEMMINGscher Flüssigkeit fixierten und mit Eisenhämatoxylin ge-

färbten Präparate lassen die Mitochondrien in ausgezeichneter Weise erkennen. Außerdem bieten sie den großen Vorteil, daß die übrigen Zelleinschlüsse ebenfalls glänzend differenziert hervortreten, was man von den nach Benda hergestellten Präparaten mit weniger Recht behaupten kann.

Es eigneten sich die mit Eisenlack gefärbten Präparate deshalb ungleich besser zur Darstellung der für diese Arbeit gebrachten Zeichnungen. Der Versuch der Herstellung Bendascher Präparate muß aber immerhin gemacht werden, wenn auch nach einer gewissen Zeit das einfachere Heidenhainsche Herstellungsverfahren vollständig genügt.

Die Mitochondrien sind von Benda dadurch charakterisiert, daß sie Körnchen darstellen, die die Neigung haben, sich zu Fäden (Chondromiten) anzuordnen. Im Laufe der letzten Jahre konnte aber erkannt werden, daß die Körnchenfadenstruktur kein unbedingtes Postulat für die Mitochondriennatur ist. Es werden auch ringförmige oder bläschenartige Gebilde beschrieben, die als echte Mitochondrien nicht anzuzweifeln sind. Es konnte z. B. Otte ringförmige Mitochondrien bei der Genese von *Locusta*-Spermatozoen konstatieren und ihre Entwicklung und Verwandlung in den Samenzellen verfolgen.

Am eingehendsten hat Kolzoff bei der Entwicklung der Decapoden-Spermatozoen die Mitochondrien studiert und auch ganz besonders die Kenntnis ihrer physiologischen Bedeutung für die Samenzellen gefördert. Kolzoff fand, daß bei seinen Objekten »die Mitochondrien feine körnige Gebilde sind, welche durch Verschmelzung feste elastische Fäden von ganz bestimmter Form zu bilden imstande sind, die die Form der Zelle bestimmen.«

Die Bedeutung der Mitochondrien liegt nach Kolzoff in der Bildung eines festen Skelettes.

Ich muß der Anschauung Kolzoffs unbedingt zustimmen. Recht unerwartet war die große analoge Übereinstimmung, welche die Mitochondrien in den Samenzellen des von mir untersuchten Objektes mit manchen bei den Decapoden-Spermatozoen zeigen. Bei der relativ geringen Verwandtschaft der Decapoden mit den Myriopoden ist dies immerhin eine recht auffallende und überraschende Tatsache.

Es wird gezeigt werden können, daß die Mitochondrien ein festes Skelett zu bilden imstande sind und daß zum Teil auf die Mitochondriengebilde die eigentümliche aberrante äußere Form der Spermatozoen von *Pachyiulus* zurückzuführen ist.

Die Haupttätigkeit der Mitochondrien beginnt bei der Umformung der Spermatide in das ausgebildete Spermatozoon, ihre Anwesenheit ist aber schon in den Spermatocyten erster Ordnung zu konstatieren, und zwar in der Form eines nicht besonders scharf umgrenzten Mitochondralkörpers (Fig. 15, 16, 17). In diesen Figuren ist mehr Gewicht auf die gute Differenzierung der Chromosomen gelegt worden, weshalb hier der Mitochondralkörper stark entfärbt ist. Zwecks Demonstration der Mitochondralgebilde mußten etwas dunkler gefärbte Präparate ausgewählt werden, die nun ihrerseits die Chromosomentetraden nicht besonders gut differenziert wiedergeben. In diesem Kapitel sind aber nur die Mitochondralgebilde von Interesse.

In der Figur 36, welche eine noch junge Spermatocyte erster Ordnung darstellt — die definitiven Chromosomen sind noch nicht fertig ausgebildet, an einigen Stellen erkennt man noch die Doppelstraßen —, liegt in der Nähe des Kerns ein unregelmäßig geformter Körper. Er zeigt eine dunkle dicke Rinde, welche scheinbar aus Körnchen zusammengesetzt ist, die Innenmasse ist homogen und schwach gefärbt. In einer etwas älteren Spermatocyte erster Ordnung (Fig. 37) finden sich zwei nicht vollständig geschlossene ringförmige Körper, die kleiner sind als der einzige große Körper des vorhergehenden Stadiums. Ich vermute, wohl mit Recht, daß diese zwei Körper durch Zerfall des großen Körpers entstanden sind. Die gleichen Gebilde finden sich dann in den Spermatocyten zweiter Ordnung (Fig. 38, 39). Es treten hier (Fig. 39) auch manchmal ganz kleine Körperchen auf, die wohl durch Zusammenziehung entstanden sind. Weiterhin trifft man die Gebilde in den Spermatiden (Fig. 40), wo sie sich später in zwei Partien sondern. Die eine wird repräsentiert durch einen großen kugelförmigen Körper, die andre durch typisch aussehende Körnchenfadenreihen, die aus den ringförmigen Gebilden in den Spermatocyten hervorgehen.

Ich werde später diese Prozesse eingehend schildern; das Verhalten dieser Gebilde bei der Umwandlung der Spermatide schließt jeden Zweifel an ihrer wahren Mitochondriennatur aus.

In den Spermatocyten, besonders so lange nur ein einziger Körper vorhanden ist, wird die Diagnose auf Mitochondrien vielleicht beim ersten Anblick etwas in Frage gestellt. Man wird von vornherein geneigt sein, an die mit den Namen Sphäre, Centrotheca, Attraktionssphäre, Idiozom bezeichneten Gebilde zu denken. Diese besonders differenzierten Substanzen, nach Meves eine kompakte Hülle, von welcher die Centralkörper in den ruhenden Spermatocyten —

manchmal auch schon in den Spermatogonien — umgeben sind, konnten schon bei vielen Objekten wahrgenommen werden. Selten konnte allerdings, wie eine Durchsicht der Literatur zeigt, die Forderung, die Centralkörper auch wirklich innerhalb der Sphäre (Idiozom) zu erkennen, erfüllt werden.

Ein derartig negativer Befund mag aber nicht allein als ein genügender Beweis dafür gelten, daß die öfters für eine Sphäre angesprochenen Gebilde nichts mit einer solchen zu tun haben. Gerade bei *Pachyiulus* wäre der negative Befund nicht genügend, denn die Gebilde, welche sich hier in den Spermatocyten erster und zweiter Ordnung zeigen, haben eine auffallende Ähnlichkeit mit »Sphärengebilden«, wie sie von Murray in den Geschlechtszellen von *Helix* beschrieben werden. Neben einer großen Ähnlichkeit des morphologischen Baues ist auch die Tinktionsfähigkeit bei den Gebilden von *Helix* und *Pachyiulus* fast die gleiche, so daß sie unbedingt zum Vergleich herausfordern.

Wie gesagt, spricht Murray diese Gebilde bei *Helix* als Sphärensubstanzen an; seine Annahme scheint von vornherein wohlbegründet, denn unter relativ wenig Forschern war Murray so glücklich, die Centralkörper innerhalb dieser Gebilde aufzufinden. Durch alle Stadien bis zu den Spermatiden konnte er diese Gebilde verfolgen und die Bildung eines Nebenkerns aus den Sphärenabkömmlingen wahrnehmen: »The Nebenkern is the attractionssphere of the spermatocyte and contains the centrosomes.«

Wenn man nun von einem Nebenkern spricht, so ist nach unsern neuen Ergebnissen von vornherein wahrscheinlich, daß dieser Nebenkern mit dem Mitochondralkörper identisch ist (Meves).

Dieser spielt dann beim Aufbau des Spermatozoons in vielen Fällen eine große Rolle; meistens dient er zum Umhüllen des Mittelstückes. Murray hat seine Untersuchung bei *Helix* bis zur jungen Spermatide ausgedehnt, v. Korff beschreibt die Ausbildung der Spermatide bis zum fertigen Spermatozoon.

Die Sphäre nun, welche bei der in Umwandlung befindlichen Spermatide in der Umgebung der Centrosomen liegt, entfernt sich sehr bald von diesen und bleibt dann zunächst neben dem Kern liegen. Später, bei der Längsstreckung des Zellkörpers wird die Sphäre verschoben, scheint aber dann allmählich zu schwinden. Beim Aufbau des Spermatozoons nimmt sie in keiner bemerkenswerten Weise teil, sie gelangt, was wohl von ganz besonderer Wichtigkeit ist, nicht an die Spitze des Kopfes. Das Acrosoma, das bei

Helix in normaler Weise entwickelt ist, verdankt seine Entstehung nicht jener Sphäre. Damit läßt sie ihre wichtige Aufgabe, eben das Spitzenstück zu liefern, unerfüllt. Auf Grund dieser Tatsache ist anzunehmen, daß die Sphären von MURRAY nicht identisch sind mit den MEVESschen Sphären, denen die oben besprochene Aufgabe zukommt und in deren Erfüllung die wahre Sphäre sich kundgibt.

Der MURRAYsche Fall steht nicht vereinzelt da. Eine ganze Reihe andrer Autoren beschreiben Sphären oder Mitosomen, denen bei der Ausbildung des Spermatozoons ganz andre Aufgaben zufallen sollen als die Ausbildung des Spitzenstückes. So beschreibt MC GREGOR die Beteiligung eines Teiles der Sphäre bei der Umhüllung des Mittelstückes. Das ist nun wiederum, wie die meisten neueren Untersuchungen zeigen, die Aufgabe des Nebenkerns, welch letzterer, wie besonders MEVES, der hervorragende Forscher auf dem spermatogenetischen Gebiet betont, mit dem Mitochondralkörper identisch ist.

Viele unsichere Angaben über die sogenannten Sphärengebilde ließen sich noch aus der Literatur zitieren, doch mögen die genannten genügen. Nach dem heutigen Stande unsres Wissens wird sich wohl aussprechen lassen, daß der Sphäre (dem Idiozom) einzig und allein die Aufgabe zufällt, das Spitzenstück zu liefern. (Von großer Bedeutung ist dabei der wichtige Nachweis über die Herkunft des Idiozoms, worauf ich später noch zu sprechen komme.)

Diejenigen Gebilde aber, die sich an der Umhüllung des Mittelstückes beteiligen, dürften vornehmlich aus Mitochondralsubstanzen bestehen.

In den Spermatiden tritt die Mitochondriensubstanz häufig als ein einziger runder Körper auf, das ist der sogenannte Nebenkern. Ist ein solcher überhaupt vorhanden, dann wird, besonders bei flagellatenförmigen Spermatozoen, meistens beobachtet, daß sich der Nebenkern mit dem Zellkörper zusammen in die Länge streckt, wobei er sich um das Mittelstück herumlegt.

Daß die Mitochondriensubstanz nicht immer an einen einzigen Körper gebunden sein muß, hat ganz besonders die KOLZOFFsche Arbeit in ausgezeichneter Weise gelehrt.

Auch bei *Pachyiulus* findet sich neben einem relativ großen Mitochondralkörper noch eine ansehnliche Menge typisch aussehender fadenförmiger Mitochondrien. Wie später bei der Umwandlung der Spermatide genau beschrieben werden wird, leiten sie sich von den »sphärenähnlichen« Gebilden der Spermatocyten ab. In ihrem Aussehen in den Spermatidenstadien ist ihre wahre Mitochondrien-

natur nicht mehr anzuzweifeln. Die Rückschlüsse, welche auf die Gebilde in den Spermatocyten gemacht wurden, und ihre Bezeichnung als Mitochondralgebilde werden dann als vollständig berechtigt anerkannt werden müssen.

B. Umformung der Spermatide in das Spermatozoon.

Vor längerer Zeit schon veröffentlichte ich in einem kurzen Bericht die bei meinem Untersuchungsobjekt gewonnenen Resultate. Der Abschluß der hier vorliegenden definitiven Arbeit verzögerte sich deshalb etwas, weil ich meine Studien am lebenden Objekt noch fortsetzte und dazu die geeignetste Zeit, die Monate August bis November, auswählen mußte. Die noch hierauf verwandte Zeit hatte aber das Gute zur Folge, daß ich für manche Zelleinschlüsse, wie für das Idiozom und einen Teil der Mitochondrien, noch genauere Angaben machen kann.

Für die zeichnerische Wiedergabe der Schnittfiguren des zweiten Teiles der Arbeit erschien es bei der Kleinheit und Kompliziertheit der *Pachyiulus*-Zellen von Vorteil, einen größeren Maßstab als wie für die Figuren des ersten Teiles (Zeiss-Immers. + Comp. Oc. 12 = 3500mal) anzulegen. Ich zeichnete ursprünglich mit Zeiss-Immers. $^1/_{12}$ + Comp. Ocular 18 = 3500mal; dann photographierte ich die Bilder auf eine Vergrößerung von ungefähr 3800; durch eine nochmalige zeichnerische Wiedergabe sind die der Arbeit beigegebenen Figuren entstanden. Um den nun erzielten Größenunterschied gut erkennen zu lassen, wurde die Figur 35 in dem nun für die ganze Umwandlung der Spermatiden benützten Größenverhältnis nochmals in Figur 41 wiedergegeben.

Bei der Darstellung der lebenden Zellen aber, welche ja direkt vom Mikroskop auf den Arbeitstisch übertragen werden mußten, konnte ich weder das photographische Verfahren anwenden noch das starke Comp. Ocular 18 benutzen; eine genügende Schärfe der Bilder erzielte ich nur noch mit Comp. Ocular 12. Um die schwierigen Untersuchungen am lebenden Objekt etwas zu erleichtern, färbte ich die Zellen mit ganz verdünntem Neutralrot, wodurch sich eine erfreuliche Differenzierung ergab.' Der Kern trat deutlich hervor, das Cytoplasma wurde verschiedenartig tingiert. Ein Nachteil trat bei dieser ja eigentlich recht rohen Färbemethode betreffs der Centrosomen auf, indem diese sich dem Auge des Beobachters entzogen; sie konnten aber wahrgenommen werden, wenn

kein Farbstoff angewendet wurde, so daß man dann durch einen Vergleich das richtige Bild erhielt.

In diesem Teil der Arbeit liegt es mir nun ob, alle charakteristischen Zellbestandteile der vor der Umwandlung stehenden Spermatide bis in das ausgebildete Spermatozoon zu verfolgen. Bevor ich aber in die Beschreibung dieser Prozesse eingehe, muß ich vorher mit einigen Worten des sogenannten Zwischenkörpers gedenken.

Silvestri, der diesen Zwischenkörper nicht auffand, zog aus seinem negativen Befund Schlüsse, die zu unrichtigen Vorstellungen Anlaß geben könnten. Ich werde später an geeigneter Stelle auf die von Silvestri ausgesprochenen Vermutungen Bezug nehmen und eine Richtigstellung der Tatsachen versuchen.

Jetzt sei nur auf den in den Figuren 33, 34, 35, 40, 41 außerordentlich deutlichen Zwischenkörper hingewiesen. Er entsteht bei der Trennung der bei der letzten Reifungsteilung entstandenen Spermatiden durch ein Zusammenraffen der restierenden Spindelfasern. Nach der vollzogenen Scheidung der Tochterzellen bricht der Zwischenkörper in der Mitte ab (Fig. 40), die Abbruchstelle vernarbt alsbald, und die Zelle rundet sich an dieser Stelle ab.

Nach diesen Vorgängen ist die Gestalt der jungen Spermatide erreicht; sie enthält mit Ausnahme des Idiozoms, welches erst etwas später zu erkennen ist, alle charakteristischen Zelleinschlüsse. Annähernd in der Mitte liegt der Kern, an der Zellperipherie ein dicht zusammengedrängtes Centrosomenpaar, umgeben von einem kleinen Hof, in dessen Nähe befindet sich ein dunkler runder Körper, der Mitochondrienkörper (Fig. 42).

Der Mitochondrienkörper ist mit dem Nebenkern der Autoren identisch. Da er, wie die Beschreibung zeigen wird, mit den Centrosomen in Beziehung tritt, nenne ich ihn den »Centrosomamitochondrienkörper« bzw. die Substanz, die ihn aufbaut, die »Centrosomamitochondrien«. Ich unterscheide letztere damit von den übrigen Mitochondrien, welche sich noch in der Spermatide vorfinden. Diese zeigen beim Einsetzen ihrer Wirksamkeit die typische fadenförmige Struktur, ich bezeichne sie deshalb als die »fadenförmigen« Mitochondrien. Damit sei aber nur ein willkürlicher Namensunterschied der beiden Mitochondriensorten gegeben, berechtigt einerseits durch ihr differentes morphologisches Aussehen, andrerseits durch ihre zeitlich und örtlich getrennte Tätigkeit bei der Umwandlung und bei dem Aufbau des Spermatozoons. Eine

chemisch differente Beschaffenheit ihrer Substanz liegt wahrscheinlich nicht vor, beide Mitochondriensorten leiten sich von den Gebilden ab, die im Protoplasma der Spermatocyten angetroffen wurden. Gegen Ende der Entwicklung treten die beiden Mitochondriensorten außerdem in enge Beziehung zueinander, ja sie scheinen sogar miteinander zu verschmelzen. Es dürfte aus diesen Gründen keine differente chemische Beschaffenheit der genannten Mitochondrien anzunehmen sein.

Von der meist üblichen, wegen ihrer Übersichtlichkeit recht vorteilhaften Gepflogenheit, die einzelnen Zelleinschlüsse in der Spermatide bei ihrer Umwandlung getrennt zu beschreiben, muß ich bei der ganz aberranten *Pachyiulus*-Zelle etwas abgehen. Die ständige wechselseitige Beziehung der »Centrosoma«-Mitochondrien einerseits zu den Centrosomen, andrerseits zu dem Kern verlangt eine gemeinsame Besprechung dieser wichtigen Zellbestandteile. Etwas unabhängig davon sind die Vorgänge im Protoplasma, die Umwandlung des Idiozoms, die Ausbildung der »fadenförmigen« Mitochondrien und die Entstehung der Schwanzgeißel.

Die »Centrosoma«-Mitochondrien und der Kern.

Für den Aufbau des Spermatozoons ist der »Centrosoma«-Mitochondrienkörper von ganz besonderer Wichtigkeit, weshalb er hier an erster Stelle, zugleich mit seinen Beziehungen zu den Centrosomen besprochen werden soll.

Er liegt in der Figur 42 unweit von den Centralkörpern als ein scharf umgrenzter runder Körper, der anfangs noch einen deutlichen Unterschied zwischen einer breiten dunklen Außenrinde und einer hellen Innenschicht aufweist. Damit zeigt er noch ein identisches morphologisches Aussehen mit den in den Spermatocyten angetroffenen, schon vorher besprochenen Mitochondrien.

Das Volumen des kugelförmigen Mitochondrienkörpers wird bald etwas kleiner (Fig. 43), die Substanz nimmt eine homogene dunkle Färbung an. In diesem Zustand liegt der Körper schon in unmittelbarer Nähe des Doppelcentrosomas. Letzteres verschwindet nun plötzlich, es muß seinen Platz im Innern des Mitochondrienkörpers gefunden haben. Leider läßt sich diese Annahme im Schnittpräparat wegen des gleichen Färbevermögens beider Gebilde sowohl nach Heidenhain als auch nach Benda nicht direkt beweisen. Doch steht außer Zweifel, daß das Centrosoma diese Lage eingenommen hat.

Diese Auffassung entspricht den Angaben aller Autoren, die die Anwesenheit von Mitochondrien, welche zu dem Centrosoma in Be-

ziehung treten, beschreiben. So spricht MEVES bei der Histogenese von *Paludina*-Spermatozoen an der Hand seiner Figuren 37—39 von »Mitochondrienbläschen«, grau gefärbten Ballen, welche in der Umgebung der Centralkörper am hinteren Kernpol gelegen sind. Diese Mitochondrienbläschen verschmelzen im Laufe der Entwicklung der *Paludina*-Spermatozoen und umhüllen später den Achsenstab des Mittelstückes, womit sie das typische Verhalten und die gewöhnliche Funktion des Mitochondralkörpers zeigen.

Ein ganz ähnlicher Vorgang spielt sich bei den Spermatozoen von *Enteroxenos* nach der Darstellung von K. BONNEVIE ab. Die Centralkörper werden ringförmig von Mitochondrien umgeben, beim Auswachsen des distalen Centrosomas streckt sich die Mitochondriensubstanz ebenfalls in die Länge, und in den späteren Stadien wird der centrosomale Achsenstab von der Mitochondrienhülle umgeben. (Die Mitochondrien nehmen bei *Enteroxenos*, ein nicht ungewöhnliches Verhalten, wie bei der Histogenese der Maus-Spermatozoen nach BENDA, das Aussehen eines Gitterwerkes an.)

Das bei *Paludina* und *Enteroxenos* charakteristische Verhalten des Mitochondrienkörpers betreffs seiner Beziehung zu den Centrosomen wurde schon gar oft beschrieben und ließen sich aus der Literatur noch manche analoge Beispiele aufführen. Nur noch eines einzigen Falles will ich aber Erwähnung tun, da in diesem der Mitochondralkörper in morphologischer Hinsicht, sowie in seiner in der Spermatide eingenommenen Lage und seinem weiteren Verhalten bei der Umwandlung der Spermatide, große Ähnlichkeit mit den Verhältnissen und den Vorgängen bei *Pachyiulus* zeigt.

Es wird von KOLZOFF bei der Spermatogenese von *Scyllarus arctus* ein Mitochondrienkörper beschrieben, der dem Kern rittlings aufsitzt. In ihm sind die Centrosomen gelegen, allerdings sind sie auch von der Mitochondriensubstanz verdeckt. Daß aber die Centralkörper die Lage eingenommen haben, ergibt der Vergleich mit den Entwicklungsvorgängen andrer Decapoden, die KOLZOFF genau studiert hat.

Wenn es nun manchmal das Präparat nicht gestattet, eine Differenzierung verschiedener Zelleinschlüsse (Mitochondrienkörper und Centrosoma) zu erzielen, dann dürften wohl analoge Erscheinungen bei verschiedenen andern Spermatozoen zu Annahmen berechtigen, die durch das Präparat nicht direkt zu beweisen sind.

Ließ mich nun für die Behauptung, daß das Centrosoma innerhalb der Mitochondriensubstanz in den jungen Entwicklungsstadien

der *Pachyiulus*-Spermatide gelegen ist, das fixierte Präparat im Stich, so gab mir die lebende Zelle die gewünschte Auskunft. Wie die Figur 79 zeigt, liegt an der Peripherie der Zelle innerhalb der Mitochondriensubstanz ein dunkles Körnchen; dieses ist ohne Zweifel das Centrosoma.

Ganz deutlich ist es dann in den darauffolgenden Stadien, auch im Schnittpräparat an diesem Platz zu erkennen ab Figur 57. Bis zum »Freiwerden« der Centrosomen macht aber die Mitochondriensubstanz eigenartige Umwandlungen durch. Bevor ich auf die Schilderung dieser Vorgänge eingehe, muß ich den Kern etwas näher ins Auge fassen.

Die chromatische Substanz des Kerns hat sich schon vor der Trennung der aus der letzten Reifungsteilung hervorgegangenen jungen Spermatiden aufgelöst. Das Volumen des Kerns scheint zunächst etwas zuzunehmen, wie die drei Zellen der Figuren 41 u. 42 zeigen; die untere Zelle der Figur 41 ist in ihrer Entwicklung etwas weiter zurück als die obere, wie aus dem Verhalten des Centrosomas später ersichtlich sein wird. Die losgelöste Zelle der Figur 42 ist wieder etwas älter als die obere Zelle der Figur 41.

Im Kern entstehen jetzt chromatische Fäden, die zuerst kettenartig aneinandergereiht sind (Fig. 43, 44, 45), dann größere chromatische Brocken (Fig. 46, 47), die immer mehr in kleinere zerfallen (Fig. 48, 49, 50). Es sind dies bisher Vorgänge, wie sie auch sonst in der Kernsubstanz der Spermatiden sich zeigen. Es rückt dabei der Kern, welcher in der ganz jungen Spermatide annähernd in der Mitte der Zelle gelegen war, in die Nähe des oben besprochenen »Centrosoma«-Mitochondrienkörpers. In Figur 44 liegt der Kern diesem Körper schon dicht an. Es besteht die Vermutung, daß der Kern in seiner Wanderung möglicherweise bestimmt wird durch eine Attraktion, welche das innerhalb des Mitochondrienkörpers gelegene Centrosoma auf ihn ausübt.

Der Mitochondrienkörper erfährt jetzt eine Abplattung, so daß er beinahe vierseitig wird (Fig. 44). Jedenfalls geschieht dies unter der Druckwirkung des Kerns, welcher in seiner Wanderung zur Zellperipherie nicht innehält. Der Mitochondrienkörper muß unbedingt einen Gegendruck ausüben, um nicht aus der Zelle herausgedrängt zu werden. Vielleicht ist er widerstandsfähiger als der Kern, so daß er die Wand des Körpers entweder durchbricht oder wenigstens einbuchtet. Eine direkte Perforation der Kernmembran läßt sich im Präparat nicht konstatieren, aber jedenfalls liegt nun der Mitochon-

drienkörper, der wieder eine andre Form, die eines Eies etwa, angenommen hat, in einer Mulde des Kerns. Diese geschilderten Verhältnisse werden in den Figuren 45, 46, 47, 48, 49 nach dem Schnittpräparat und in den Figuren 79 und 80 nach der Beobachtung an der lebenden Zelle veranschaulicht.

Der Kern selbst ist nun soweit vorgerückt, daß wenigstens im Schnittpräparat zwischen seiner Membran und der Zellwand kein Zwischenraum mehr besteht (Fig. 46, 47, 48, 49, 50). Die lebende Zelle lehrt aber, daß hier eine schrumpfende Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten bzw. der zur Härtung notwendigen Alkoholsorten stattgefunden hat. Wie Figur 80 zeigt, ist zwischen Kern und Zellwand ein gewisser Abstand vorhanden. Diese bei der Herstellung der Schnittpräparate unvermeidlichen Mißstände sind bei der Kleinheit und Kompliziertheit der *Pachyiulus*-Spermatiden recht unangenehm, eine ständige Kontrolle des lebenden Objektes beugt aber falschen Vorstellungen vor.

Ganz besonders schwierig war es, bei den nun folgenden bedeutsamen Vorgängen zur richtigen Auffassung zu gelangen. Die Prozesse spielen sich hier in einem sehr kleinen Raum ab, in dem gerade die wichtigsten Zellbestandteile, Kern, Centrosoma und Mitochondrienkörper verklumpt sind.

Die Hauptschwierigkeit lag anfangs in der richtigen Unterscheidung der Substanz des Mitochondrienkörpers von einem Teil der jetzt sich wieder stark färbenden chromatischen Substanz des Kerns.

Ich kann erst weiter unten wieder auf die Chromatinverhältnisse des Kerns zu sprechen kommen, möchte aber jetzt schon, um die Darstellung verständlich machen zu können, besonders darauf hinweisen, daß die dunkel gefärbten, anfangs nur kleinen, aber rasch an Größe zunehmenden Brocken an der Basis des Mitochondrienkörpers (Fig. 48, 49, 50 u. s. f.) nicht zu diesem selbst gehören oder etwa von ihm ausgeschieden werden, sondern daß diese Substanzen verdichtetes Chromatin des Kerns sind. Diese legen sich zwar anfangs dicht an den Mitochondrienkörper heran, stehen aber mit ihm in keiner wechselseitigen Beziehung, die etwa in einem Austausch der Substanzen gelegen wäre.

Verfolgt man nun zunächst die Substanz des Mitochondrienkörpers weiter, so lernt man ganz merkwürdige Vorgänge kennen. Die Mitochondriensubstanz retiriert gleichsam aus der Mulde des Kerns und breitet sich dann flächenhaft zwischen Kernmembran und

Zellperipherie aus. Zunächst erscheinen im Schnitt ganz kleine spitz auslaufende Zipfel (Fig. 48, 49, 50), die durch Zufuhr aus den in der Mulde des Kerns gelegenen Substanzen ständig wachsen und sich dabei immer mehr ausbreiten (Fig. 51, 52, 53, 54 u. s. f.).

Dieser Rückzug der Mitochondriensubstanz aus der Kernmulde wird beschleunigt oder sogar bestimmt durch die an der Basis der Mitochondriensubstanz gelegenen dunklen chromatischen Brocken, die ich oben schon ganz kurz gestreift habe.

In der Tat macht es den Eindruck, als ob die chromatische Substanz wie ein Bolzen wirken würde, welcher die Mitochondriensubstanz, die innerhalb des Kerns nicht mehr geduldet zu werden scheint, vor sich hertreibt. Es erklären sich durch eine derartige Druckwirkung die vorübergehenden, in den Bildern 50, 51 ersichtlichen Formveränderungen der Mitochondriensubstanz. Zuerst wird diese nach der Quere gedrückt (Fig. 50), dann soweit herausgedrängt, daß nur noch ein kleiner Zapfen ihrer Substanz in das Kerninnere hineinragt (Fig. 51), schließlich ist von ihrer Substanz im Kern selbst nichts mehr vorhanden (Fig. 52).

Nun breitet sich die Mitochondriensubstanz weiterhin aus. Ihre wohl zähflüssige Substanz umfließt die Oberfläche des Kerns; dies geschieht zuerst an den der Zellperipherie zunächst gelegenen Oberflächen des Kerns (Fig. 51, 52, 53). Bald wird aber der Kern von allen Seiten, mit Ausnahme der den Centrosomen gegenüberliegenden Teile, von Mitochondriensubstanz umschlossen (Fig. 54 u. s. f.). Scheinbar nimmt sie dabei an Masse zu; dieser Vorgang dürfte aber durch eine Verminderung der Konsistenz der Masse wieder ausgeglichen werden.

Zu beiden Seiten des Kerns ist nun im Schnitt die Mitochondriensubstanz in zwei anfangs noch kleine, allmählich an Größe zunehmende dreieckige Zipfel ausgezogen, deren Spitzen der Zellperipherie zugewandt sind und deren breite Basis sich der Wölbung des Kerns angeschmiegt hat (Fig. 54—59 u. s. f.).

Im weiteren Verlauf (ab Fig. 57) öffnet sich die Mitochondriensubstanz scheinbar unterhalb der Centrosomen, deren Lage in der Zelle ich schon öfters angedeutet habe. Ein völliges Durchreißen ist aber, wie gesagt, nur scheinbar; bei hoher Einstellung des Tubus und bei genügender Dicke des Schnittes erkennt man die Verbindung der Mitochondriensubstanz (Fig. 68).

Die eben geschilderten merkwürdigen Vorgänge in der Mitochondriensubstanz finden ein Analogon in der Genese der Deca-

poden-Spermatozoen, die vor kurzem Kolzoff beschrieben hat. Ich bitte für die zuletzt besprochenen Vorgänge die Figuren 19a bis 21b der Kolzoffschen Arbeit vergleichen zu wollen.

Die Mitochondriensubstanz, welche bei *Pachyiulus* den Kern umgibt, erweist sich gegen sehr starke Kochsalzlösung und sogar gegen Kalilauge recht widerstandsfähig. Bei derartigen Versuchen gehen die übrigen protoplasmatischen Zellteile bald zugrunde, die der Mitochondriensubstanz entstammenden Gebilde bleiben noch eine gewisse Zeit bestehen. Eine zeichnerische Wiedergabe einer solchen macerierten Zelle wäre aber ganz unverständlich, da bei diesem Eingriff eine weitgehende Deformierung stattfindet.

Wenn nun Bestandteile einer lebenden Zelle durch Kalilauge nicht angegriffen werden, so ist man geneigt, diese Substanz für chitinhaltig anzusprechen. Undenkbar ist es keineswegs, daß die Samenelemente von *Pachyiulus* chitinähnliche Substanzen besitzen können. Auch Kolzoff benennt gewisse bei den Decapoden-Spermatozoen aus Mitochondriensubstanz hervorgegangene Kapselgebilde: Chitinkapseln.

Es ist deshalb nicht von der Hand zu weisen, daß bei Tieren, welche ein festes Chitinkleid besitzen, hier die Tausendfüßler, dort die Krebse, auch schon die Samenelemente selbst chitinähnliche Substanzen aufweisen können.

Die Mitochondriensubstanz, welche den Kern umgibt, dürfte dem Spermatozoon bzw. dem Kern als eine schützende Hülle gegen eventuelle äußere Verletzungen dienen. Sie ist, wie geschildert wurde, sehr fest, weshalb ich von einem »Mitochondrien-Panzer«, welcher den Kern umgibt, sprechen möchte.

Vom Mitochondrien-»Panzer« strahlen mit breiter Basis beginnend in annähernd regelmäßigen Absätzen Spangen aus; diese Verhältnisse sind an Querschnitten durch die Zellen besonders gut zu erkennen (Fig. 62, 63, 64, 65). Ihre Bildung geht derartig vor sich, daß vom Mitochondrien-»Panzer« Körnchen abgeschieden werden, die sich kettenartig aneinanderreihen, dann konfluieren und scharf konturierte, äußerst deutliche Spangen entstehen lassen. Diese verlaufen dann in schwacher Biegung auf der Oberfläche der Zellen, wie die Aufsichtsbilder der Spermatiden in den Fig. 62 und 63 zeigen. Betrachtet man die Zellen von unten, so zeigen die Spangen eine entsprechende, allerdings nur sehr geringe Konkavität (Fig. 64, 65).

Der Mitochondrien-»Panzer« ist im Querschnitt ein Ring, dessen Dicke und Weite nach der jeweiligen Schnittführung differiert. Fig. 62

ist ein etwas schiefer Querschnitt durch ein Stadium der Fig. 57, 58 etwa, Fig. 63—65 ein Querschnitt der Stadien der Fig. 61—68 etwa.

Nachdem ich nun die Schilderung des Mitochondrien-»Panzers« gegeben habe, muß ich nun wieder dem Kern einige Worte widmen. Bis zur Fig. 48 zeigte er Vorgänge, die wenig oder gar nicht von den meist beschriebenen der Spermatidenkerne abweichen. Auch die jetzt (Fig. 49, 50, 51) zu beobachtende Verkleinerung des Volumens des Kerns ist keine besonders auffallende Erscheinung. Mit dem Kleinerwerden des Kerns wird ferner, wie in manchen andern spermatogenetischen Arbeiten, Austritt von Kernsaft beobachtet. Es zeigt sich da zwischen Kernmembran und dem den Kern umgebenden Protoplasma eine feine helle Schicht von Kernsaft (Fig. 49, 50). Dieser vermengt sich dann jedenfalls mit dem Cytoplasma bzw. wird resorbiert, so daß die helle Schicht um den Kern wieder verschwindet.

Nun beobachtet man im Innern des Kerns ganz eigenartige Vorgänge an der sich jetzt wieder stark färbenden chromatischen Substanz. Zuerst erscheint eine ganz kleine Ansammlung von chromatischer Substanz (Fig. 48, 49), diese nimmt allmählich zu (Fig. 50), schwillt zapfenartig an (Fig. 51), darauf entsteht ein nach oben bzw. nach hinten zugespitzter Kegel mit breiter Basis (Fig. 52, 53, 54), schließlich hat man ein annähernd umgekehrt herzförmiges Gebilde vor sich (Fig. 55, 56).

Dieser Vorgang kann als ein Appositionsprozeß der Chromatinteilchen aufgefaßt werden.

Eine vollständig analoge Bildungsweise konnte meines Wissens in der Kernsubstanz bisher nicht beobachtet werden. Eine nicht allzu entfernte Ähnlichkeit mit dem Vorgang bei *Pachyiulus* dürfte aber in der recht häufig beobachteten Tatsache liegen, daß in den Spermatidenkernen die chromatische Substanz an einem Pol zusammengeballt liegt, was ja schließlich auch nur einem dichten Zusammenrücken der Chromatinteilchen zuzuschreiben ist.

Sehr eigenartig ist das weitere Verhalten der chromatischen Substanz im Kern der Spermatiden von *Pachyiulus*.

Die chromatische Substanz der Kerne sondert sich in mehrere Stücke; man sieht diese auffallende Tatsache ausgezeichnet in den Fig. 57—61 und 66, 67, 68, 77, 78, welche alle als Längsschnitte durch die Zelle bzw. den Kern geführt sind. Man erkennt in diesen Figuren einen deutlichen Längsspalt, der Querschnitt (Fig. 63) zeigt zwei sich kreuzende Furchen. Von einem Kunstprodukt kann nicht die Rede

sein, das gleiche Verhalten zeigen die Kerne in den lebenden Zellen (Fig. 83, 84, 85, 90, 91, 92).

Eine eigenartige Ausbildung zeigen schließlich die durch den Zerfall der Chromatinsubstanz entstandenen vier Chromatinportionen an ihren spitz zulaufenden Enden. Sie haben dort eine Form angenommen, welche man mit dem sog. Schnabel einer Zange etwa vergleichen kann (Fig. 61, 66, 67, 68). Dieser Prozeß vollzog sich jedenfalls unter der Einwirkung der dem Kern zuwandernden Centrosomen bei der Bildung des Mittelstückes, welch wichtiger und interessanter Vorgang jetzt seine Besprechung finden soll.

Die Centrosomen und ihre Umbildung zum Mittelstück.

In den jungen Spermatiden liegt an der Zellperipherie ein Centrosomenpaar, bestehend aus einer distalen größeren und proximalen kleineren Platte (Fig. 41 obere Zelle, 42, 43).

Es steht nach unsern neueren Untersuchungen fest, daß die wandständigen Centrosomen in den jungen Spermatiden aus den dunklen Polkörnchen, welche im Verband der Spindeln der letzten Reifungsteilungen deutlich zu erkennen sind, hervorgehen; sie müssen nach Ablauf der Zellteilung an die Wand der jungen Spermatidenzelle aktiv hinwandern. Gewöhnlich wird diese kleine Strecke Weges sehr rasch zurückgelegt, so daß es nur selten gelingt, ein Zwischenstadium bei der Fixierung festzuhalten.

Ich glaube aber mit Bestimmtheit das schwarze dunkle Korn in der unteren Zelle der Fig. 35 bzw. 41, welches eine kleine Einschnürung, somit schon seine Duplizität zeigt, für das auf der Wanderung begriffene Centrosoma ansprechen zu dürfen. Dafür spricht der in seiner Umgebung sichtbare kleine helle Hof und außerdem die Lage in nächster Nähe des hier allerdings etwas schief abgeschnittenen Mitochondralkörpers, der ja, wie im vorhergehenden Kapitel eingehend beschrieben worden ist, enge Beziehung zu den Centrosomen aufweist.

Mit vollständiger Sicherheit sind die Centrosomen zu erkennen, sobald sie an der Zellperipherie festen Fuß gefaßt haben (Fig. 41 obere Zelle, 42, 43).

In einigen nun folgenden Umwandlungsstadien der Spermatiden bleiben die Centrosomen, wie bereits bekannt, durch die Mitochondriensubstanz verdeckt. Nur eine ständige dunklere Färbung an der Zellperipherie scheint durch die dort liegenden Centrosomen bedingt zu sein (Fig. 44—56).

Sobald die schon bekannten Umwandlungen der »Centrosoma«-Mitochondrien vor sich gehen und eine gewisse Zeit fortgeschritten sind, werden auch die Centrosomen an der Zellperipherie wieder sichtbar, in ihrem morphologischen Bau noch vollständig unverändert (Fig. 57).

Ob den Centrosomen nicht noch zu einer Zeit, wo sie schon relativ deutlich hervortreten (Fig. 57, 58, 59), ganz geringe Mengen einer »fremden« Substanz anhaften, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Ich gewann aber manchmal den Eindruck, als ob um die Centrosomen herum eine kleine, nur ganz schwach färb- und sehr schwer sichtbare Substanz angepreßt sei. Vielleicht täuschte ich mich in dieser Beobachtung; nur mit einer gewissen Reserve möchte ich deshalb dieser Vermutung Ausdruck geben. Weiter unten werde ich auf diese Verhältnisse nochmals zu sprechen kommen, es dürfte daraus vielleicht hervorgehen, daß die ausgesprochene Vermutung zutrifft.

Die Veränderungen an den Centrosomen zur Bildung des Mittelstückes bestehen nun darin, daß sich das proximale Centrosoma dem Kern nähert. Der Beginn der Wanderung des proximalen Centrosomas stellt Fig. 58 dar. Es hat sich um 90° gedreht und zieht anfangs einen relativ dicken Faden hinter sich her (Fig. 59). Das proximale Centrosoma zeigt nun bald die Form eines Korns (Fig. 60). Je weiter sich das proximale Centrosoma von dem distalen entfernt, um so länger und dünner wird der Faden (Fig. 60, 61, 66, 67, 68); die distale Platte nimmt bei diesem Prozeß an Größe ab (Fig. 60, 61, 66); nun ist auch diese zu einem Korn geworden (Fig. 66—78).

Der Faden ist als die Achse des Mittelstückes aufzufassen, er entstand auf Kosten von Substanz der distalen Centrosomaplatte, er besteht also aus Centralkörpersubstanz.

Dieser fast schematisch einfache, und wie die Bilder zeigen, Schritt für Schritt verfolgbare Vorgang läßt keinen Zweifel über die Natur des Achsenstabes aufkommen. Eine Beteiligung des Cytoplasmas bei seiner Bildung war nicht wahrzunehmen und ist von vornherein auch unwahrscheinlich. Es deckt sich diese Anschauung mit der gewöhnlichen Auffassung, daß der Achsenfaden durch Auswachsen eines oder beider Centrosomen entsteht. Damit steht dann meistens im Zusammenhang, daß der proximale Centralkörper dem Kern entgegenwächst, dem distalen Centralkörper wird dann überhaupt jede Beteiligung in bezug auf eine Substanzabgabe meist abgesprochen.

Nach den, wie mir scheinen möchte, recht klaren Verhältnissen bei *Pachyiulus* glaube ich aber annehmen zu müssen, daß die Hauptsubstanz des intracellulären Achsenfadens von dem distalen Centrosoma abgegeben wird. Dafür spricht die während des fortschreitenden Wachstums des Achsenfadens stetige Abnahme des distalen Centrosomas an Größe bzw. an Substanz.

Bei *Pachyiulus* erreicht der Achsenstab des Mittelstückes keine besonders große Länge, das Maximum hat er in Fig. 67 erreicht und behält er diese Länge bis zum Schluß der Genese des Spermatozoons bei.

Zum Wesen des Mittelstückes gehört nach unsern neueren Anschauungen außer den beiden Centrosomen und dem zwischen ihnen ausgespannten Achsenstab noch eine äußere Umhüllung.

Diese Hülle ist bei *Pachyiulus* ausgezeichnet entwickelt (Fig. 66 bis 78), doch ist es mir leider nicht gelungen, ihre Entstehung selbst zu verfolgen. Vielleicht hat dies seinen Grund darin, daß die Hüllenbildung kein allmählicher, sondern ein sich sehr schnell vollziehender Vorgang ist, wie ihn wiederum KOLZOFF bei *Pagurus*, *Eupagurus* und *Galathaea* beschreibt. Dieser Vorgang ließ sich hier sogar im Leben beobachten. Die Hülle um die Centralkörpergebilde wird von einer von KOLZOFF als Schwanztröpfchen bezeichneten Substanz gebildet. In einem gewissen Stadium, sobald der nach hinten wachsende Centralkörper anfängt, sich anzudeuten, umfließt das Schwanztröpfchen bei *Pagurus* schnell die Centralkörper und bildet so ein Röhrchen um dieselben.

Die Hülle, die die Centralkörper der *Pachyiulus*-Spermatozoen umgibt, glaube ich identisch mit dem Röhrchen bei den Decapoden-Spermatozoen ansprechen zu dürfen.

Nach mit der BENDAschen Färbemethode hergestellten Präparaten zeigt die Hülle die typische violette Mitochondrienfärbung. Wo kommt aber diese Mitochondriensubstanz her?

Oben gab ich der Vermutung Ausdruck, daß den Centrosomen vor ihrer Ausbildung zum Mittelstück noch eine feine Schicht »fremder« Substanz anhaftet. Vielleicht ist nun in der Tat die »fremde« Substanz vorhanden und ein kleiner abgespaltener Rest aus den »Centrosoma«-Mitochondrien; diesem war dann die Aufgabe zugefallen, die Hülle des Mittelstückes zu liefern.

Noch zu erwähnen ist, daß bei der Ausbildung des Mittelstückes eine direkte Einwirkung des proximalen Centrosomas auf den Kern insofern zu beobachten ist, als durch das Vorwärtsdringen des

proximalen Centrosomas die chromatische Substanz des Kerns jene eigenartige Differenzierung erfährt, deren ich oben Erwähnung getan habe.

Die Vorgänge im Protoplasma und die „fadenförmigen“ Mitochondrien.

In der aus der annähernd kreisrunden Form in eine längliche, etwa eiförmige Gestalt übergegangenen Zelle erkennt man in der Fig. 50 in der Nähe und Umgebung des Kerns eine Verdichtung des Protoplasmas. Bald tritt nun ohne besonders wahrnehmbare vorbereitende Übergänge ungefähr in der Mitte der Zelle eine deutliche Scheidewand zwischen der dunklen und hellen Protoplasmaschicht auf (Fig. 51). Es macht den Eindruck, als ob von der »hellen« Protoplasmapartie in die »dunkle« »Material« abgegeben worden sei. Es darf hier schon gesagt werden, daß späterhin von dem fast fertigen Spermatozoon die helle Protoplasmapartie abgeworfen wird; sie findet also keine direkte Verwendung beim Aufbau des Spermatozoons. Es mögen nun in der hellen Protoplasmapartie brauchbare Stoffe enthalten sein; sie sollen vielleicht nicht zugrunde gehen, woraus sich dann das Überwandern in die bei dem Spermatozoon verbleibenden Protoplasmapartien erklären ließe.

Die zwischen den beiden differenzierten Protoplasmaschichten verlaufende feine Linie entspricht der späteren Basis des Doppelhutes. In manchen Präparaten erkennt man an dieser Stelle einen verschiedenartig aussehenden hellen, hohlen Spalt (Fig. 52, 53, 54, 55). Wie schon gesagt, fällt später die helle Protoplasmaschicht ab; es ist deshalb leicht einzusehen, daß diese Partie recht lose dem übrigen Zellkörper anliegt. Beim Schneiden dürften nun diese zum Abfallen prädisponierten Protoplasmaschichten künstlich etwas gelockert werden. Man hat in den Fig. 52, 53, 54, 55 ganz bedeutungslose Bilder vor sich, man kann sagen, ein Kunstprodukt an jener Stelle. Die lebende Zelle wies in diesen Stadien niemals eine Lücke zwischen den beiden Protoplasmaschichten auf.

An die schon bekannte Trennungslinie treten die »fadenförmigen« Mitochondrien heran.

In den jungen Spermatiden verdienen sie diesen Namen noch nicht. Diese Mitochondrien, welche neben dem früher genau beschriebenen »Centrosoma«-Mitochondrienkörper in der Zelle existieren, zeigen zunächst das identische morphologische Aussehen, wie die Gebilde, welche im Protoplasma der Spermatocyten angetroffen wurden, also mehr oder weniger geschlossene Ringe oder auch Schüppchen,

die eine dicke dunkle Außenrinde und eine helle homogene Innenmasse aufweisen (Fig. 43, 44, 45, 46, 47, 48). Diese Tatsachen sind ganz besonders bemerkenswert in bezug auf die Betrachtungen, welche ich bei der allgemeinen Beschreibung der Mitochondrien weiter oben gab. Dort plädierte ich trotz der äußerlichen Ähnlichkeit mit den durch MURRAY bei *Helix* beschriebenen Sphärengebilden gegen eine derartige Diagnose bei *Pachyiulus*. Schon die von den Gebilden in der Spermatide eingenommene Lage wäre für eine Sphäre ganz unmöglich und spricht schon deshalb gegen die Annahme von Sphärengebilden. Aber ihre baldige Umwandlung zu den typischen fadenförmigen Mitochondrien läßt keinen Zweifel an ihrer wahren Natur mehr zu.

Diese Mitochondrien, welche, wie die Fig. 45, 48 zeigen, zunächst aus mehreren Stücken bestehen, scheinen zu verschmelzen (Fig. 43, 44, 46, 47); sie sind nun in den den Centrosomen gegenüberliegenden Stellen in der Zelle verlagert, wo sie in eine unregelmäßige, vielleicht flüssige Masse übergehen: wenigstens dürfte das Bild in den Schnittpräparaten einen solchen Vorgang deuten (Fig. 49—54).

Betrachtet man aber die Mitochondrien in diesen Stadien in den lebenden Zellen (Fig. 79—83), so dürfte die Ansicht, daß sich die Mitochondrien in ihrem ganzen Umfange verflüssigt hätten, etwas in Frage gestellt werden. Die lebende Zelle (Fig. 79) zeigt die Fadenreihen gut erhalten, nur im Innern ist ein homogener dunkler, nicht gekörnelter Körper sichtbar. (Die größere Masse der Mitochondrien ist erklärlich, man hat ja hier eine vollständige Zelle bzw. die ganze Masse der Mitochondrien vor sich, der Schnitt gibt nur einen Bruchteil wieder.)

Ob nun im Schnittpräparat die Mitochondrien durch die Fixierungsflüssigkeiten aufgelöst werden und dann einen flüssigen Zustand ihrer Substanz vortäuschen, läßt sich schwer sagen, denn es konnte durch KOLZOFF beobachtet werden, daß die Mitochondrien physiologisch in zähflüssige Substanzen übergehen können.

Über die »momentane« Beschaffenheit der Mitochondrien in den Fig. 49—54 läßt sich also nichts mit Bestimmtheit aussagen.

In typischer Gestalt treten die »fadenförmigen« Mitochondrien von Fig. 55 ab auf. Übergänge aus dem fraglichen flüssigen Zustand in diese bestimmteren Formen ließen sich nicht leicht finden und mag dies wiederum mit der schwierigen Fixierung zusammenhängen.

Die Kenntnis der Mitochondrien ist ja an und für sich noch sehr jungen Datums, und besonders über ihre chemische Zusammen-

setzung und ihre physikalischen Fähigkeiten ist man sich noch vollständig im unklaren. Sollte es durch chemisch-physiologische Experimente glücken, die Mitochondriennatur genauer kennen zu lernen, dann würde man mit mehr Sicherheit die bei der Fixierung vielleicht unumgänglichen Fehler als solche erkennen und ihnen bei der Beurteilung der jeweiligen Beschaffenheit der Mitochondrien mehr Rechnung tragen können. Bei dem jetzigen Stande der Kenntnisse über die Mitochondralgebilde muß es genügen, nur ihre morphologische Seite ins Auge zu fassen.

Diese tritt, wie schon gesagt, typisch von der Fig. 55 ab auf, und zwar in hervorragend scharf sich abhebenden Fadenreihen, die von gewissen Centren aus nach der Scheidewand der beiden oben besprochenen differenzierten Protoplasmaschichten hinstreben.

Dort bauen sie allmählich ein »Gerüst« auf, dessen Seiten erhoben sind und deren innere Partien dem Kern gegenüber eine entsprechende Konkavität zeigen (Fig. 57, 58, 59, 60, 61). Von der Seite betrachtet sieht man annähernd senkrecht verlaufende, pallisadenartig gebaute Spangen, deren Zwischenräume von Protoplasma erfüllt sind.

Der Querschnitt durch das Mitochondrien-»Gerüst«, zeigt ein kreisförmig eingefaßtes Gebilde, welches in seinem Innern von unregelmäßig verlaufenden mäandrisch gewundenen Spangen durchsetzt ist (Fig. 65). Diese Spangen dürften durch ein Zusammenfließen vorher isolierter verschieden langer Mitochondrienstäbe zustande kommen (Fig. 64).

Ist das »Gerüst« seiner Vollendung nahe, dann haben sich in der hellen Protoplasmaschicht die fadenförmigen Mitochondrien erschöpft, sie sind verschwunden. Dafür zeigen sich jetzt intensiv schwarz gefärbte dunkle Klumpen (Fig. 61, auch Fig. 84), die wohl als Degenerationsprodukte aufzufassen sind; es lösen sich nämlich jetzt die hellen Protoplasmaschichten ab und zerstreuen sich im Hodenfollikel. Dort verflüssigen sie sich und gehen in eine homogene, sich gelblich färbende Masse über. Diese Flüssigkeit ist jetzt die Grundsubstanz des Hodenfollikels, die vorher glashell durchsichtig war. Die aus den abgeworfenen Protoplasmaschichten herrührende Flüssigkeit dürfte als ein Medium zu betrachten sein, in dem sich die Zellelemente gut erhalten.

Im weiteren Verlauf der Umwandlung der Spermatiden wird das »Gerüst« dem oben benannten Mitochondrien-»Panzer« genähert; dies geschieht durch Vorgänge im Protoplasma, die nunmehr ihre Besprechung finden müssen.

Vom Stadium der Fig. 52 ab beginnt an den Rändern der dunklen Protoplasmaschicht die Bildung von Vacuolen; diese nehmen rasch an Größe zu, bis sie die Zellgrenze erreicht haben, so daß dann das Innere der Zelle von den in sich zurücklaufenden Blasen eingeschlossen ist (Fig. 52—71). Das Maximum der seitlichen Blasen ist in Fig. 71 erreicht. Durch diese weitgehende Ausdehnung wurde der Mitochondrien-»Panzer« und das »Gerüst« einander genähert; die beiden Gebilde stoßen schließlich aneinander, so daß sie wie aus einem Guß zusammengeschmolzen erscheinen (Fig. 69). Ob nun ein gewisser Austausch ihrer Substanzen stattfindet, läßt sich schwer sagen, aber tatsächlich verschwinden im »Gerüst« die Spangen und eine starke dunkle homogene Färbung tritt ein (Fig. 72—78). In nicht distinkt gefärbten Präparaten (in diesen Stadien ist die Färbung überhaupt sehr schwierig) zeigt sich hier an der Basis ein dunkles Band, welches Gilson für Chromatin ansprach. Durch das genaue Studium der Genese und Herkunft dieser Gebilde ist zur Genüge einzusehen, daß hier von einer chromatischen Kernsubstanz nicht die Rede sein kann.

Außer den seitlichen Blasen entstehen nun durch Abheben der Zellmembran in der Nähe und Umgebung der Centrosomen zwei weitere Blasen (im Schnitt), welche durch das Mittelstück getrennt erscheinen (Fig. 59, 60, 61, 66. 67 u. s. f.). Diese Blasen sind seitlich erhoben (Fig. 66—76), so daß ein zunächst flacher, aber allmählich sich etwas vertiefender Trichter entsteht, in dessen Grunde das distale Centrosoma liegt.

Mit den genannten Blasenbildungen werden in der Zelle praktische Einrichtungen geschaffen, welche

die Entstehung der Doppelhutform

ermöglichen.

Man hat schon manchmal bei der Genese aberranter Spermatozoenformen die Wahrnehmung gemacht, daß am Ende der Entwicklung durch irgendwelche äußere mechanische Vorgänge die eigenartigen, von vornherein ganz unverständlichen Formen entstehen. Ich erinnere an die von Wagner und später eingehend von Bösenberg studierten Spermatozoen der Arachnoiden. Die merkwürdigen spindelförmigen Gebilde kommen hier durch einen Einrollungsprozeß der Zellelemente zustande.

Es versteht sich von selbst, daß bei diesen Vorgängen nicht nur die äußere Form, sondern daß auch die übrigen in der Zelle ein-

geschlossenen Bestandteile manche Umänderungen, wenn diese auch nicht wesentlicher Natur sind, erleiden.

Bei *Pachyiulus* lassen sich nun gegen Ende der Samenbildung folgende Vorgänge wahrnehmen:

Durch das Abheben der Zellmembran in der Umgebung des Mittelstückes muß unbedingt eine Dehnung der Zelle stattgefunden haben. Die Formveränderung der Zelle bzw. der in ihr eingeschlossenen Zellbestandteile läßt erkennen, daß hier Zug- und Druckkräfte eingewirkt haben; die Zugrichtung ist nach dem distalen Centrosom hin erfolgt. So wird z. B. die Basis des »Hutes« konkav, die chromatische Substanz des Kerns erscheint komprimiert, es verschwindet der Längsspalt und das dort gelegene, vorher so deutliche proximale Centrosoma (Fig. 69—76).

Ich glaube nicht, daß hier eine starke Überfärbung der chromatischen Kernsubstanz erfolgt ist. In früheren Bildern (Fig. 61, 66—68) war eine Differenzierung des Chromatins zu erkennen, die ich mit dem sog. Schnabel einer Zange verglichen habe. Man darf, glaube ich, annehmen, daß die physiologische Bedeutung dieser Bildung darin liegt, bei den beträchtlichen mechanischen Umänderungen eine Umgreifung und Festhaltung des proximalen Centrosoms bzw. Mittelstückes zu bewirken.

Hat nun die Blasenbildung am Hinterende der Zelle ihren Höhepunkt erreicht (Fig. 71), dann beginnt eine Einstülpung der seitlichen Blasen (ab Fig. 72). Dadurch wird eine entgegengesetzte Zug- und Druckwirkung, wie bei den vorher erläuterten Vorgängen erzielt. Die Zellwandung wird am Hinterende der Zelle allmählich wieder abgeflacht und gelangt mit geringfügigen äußerlichen Veränderungen wieder an ihren früheren Platz (Fig. 73—78, 87—92).

Sind die genannten Spannungen in der Zelle vorüber, dann zeigt in dem fertigen Spermatozoon der Kern wieder seine charakteristische gespaltene Gestalt, die Differenzierung der chromatischen Substanz an dem einen Ende tritt auch wieder, wenn auch nicht mehr so markant hervor (Fig. 77, 78 und Fig. 89, 90, 91, 92).

Im Zusammenhang mit der Abflachung der Zellmembran und durch die tiefgehende Einstülpung der seitlichen Blasen wurde die Doppelhutform des Spermatozoons erreicht.

Diese charakteristische Form ist aber gerade in gut differenzierten Präparaten, in denen die einzelnen Bestandteile der Zelle, Mitochondrien, Kern, Mittelstück distinkt wiedergegeben sind, weniger gut ersichtlich als in diffus gefärbten, in denen z. B. der

Kern schlecht differenziert ist. Die schönste Hutform zeigen die Totalpräparate, besonders im lebenden Zustand, wie ein Blick auf die Figuren 90, 91, 92 zeigt.

In diesen Bildern wird besonders auffallend und überraschend die von mir aufgefundene Geißel (der Schwanzfaden) sein.

Ein derartiges Gebilde und schließlich noch das Idiozom bzw. das aus ihm hervorgehende Spitzenstück sind noch für den Aufbau des Spermatozoons nötig. Diese beiden letzten wichtigen Bestandteile der Zelle sollen nun jetzt noch und zwar zunächst das Idiozom beschrieben werden.

Das Idiozom und seine Umformung zum Spitzenstück.

Etwas unabhängig von den übrigen Zellbestandteilen verhält sich das Idiozom in seiner Ausbilduug zu einem bei *Pachyiulus* allerdings etwas problematischen Spitzenstück.

Das erste Auftreten des Idiozoms konstatiert man im Stadium der Figur 52; es ist ein kleines rundes Bläschen in der Nähe der Basis des Kerns. Anfangs (Fig. 52, 53, 54, 55) zeigt das Bläschen keine scharfe Abgrenzung dem Protoplasma gegenüber, später sticht es als ein helles, scharf umgrenztes Bläschen vom Protoplasma deutlich ab (Fig. 56); es tritt dann an die Basis des Kerns dicht heran und flacht sich dabei halbmondförmig ab (Fig. 57, 58, 59, 60, 61).

Über die Herkunft des Idiozombläschens, das nach allen Untersuchungen das Spitzenstück (Acrosoma) liefert, ist man bis zum heutigen Tage noch nicht vollständig im klaren. Drei Ansichten werden für die Entstehung des Idiozombläschens oder kurzweg Idiozoms, das das Spitzenstück der Spermatozoen zu liefern hat, geltend gemacht.

1. Das Idiozom entsteht aus einer echten Sphäre, die die Centralkörper umgibt. Die Centralkörper sollen aus ihrer Umgebung heraustreten, das Idiozom eine Wanderung zur Kernspitze unternehmen und sich dort zum Spitzenstück umwandeln.

2. Das Idiozom verdankt seine Entstehung einer Differenzierung des Protoplasmas. Dieser Erklärungsversuch liegt besonders in denjenigen Fällen sehr nahe, in welchen (auch bei *Pachyiulus*) das Idiozom in relativ späten Stadien der Genese zu erkennen ist, ohne jedweden nachweisbaren genetischen Zusammenhang mit irgendwelchen spezifischen Bestandteilen der Centrosomen.

3. Das Idiozom entsteht aus den restierenden Spindelfasern der letzten Reifungsteilung. Diese Anschauung wird von Otte vertreten,

der bei seinem günstigen Untersuchungsobjekt an der Hand einer Anzahl diesbezüglicher Bilder eine derartige Abstammung des Idiozoms nachwies. (Für das aus den Spindelfasern entstandene Bläschen, das man früher als Spindelrestkörper, Nebenkern, Mitosoma zu bezeichnen pflegte, wurde der Name Idiozom beibehalten, da aus ihm das Spitzenstück hervorging.)

Welche Ansicht kann nun über die Entstehungsweise des Idiozoms durch die Befunde bei *Pachyiulus* geltend gemacht werden?

Die Ableitung von einer die Centralkörper umgebenden Hülle scheint in unserm Objekt sehr unwahrscheinlich. Man könnte sich gar nicht denken, wie das Idiozom von den Centralkörpern fort zu ihrem definitiven Bestimmungsort gelangen könnte. Schon in ganz frühen Stadien sind die Centralkörper von festen Hüllen umgeben, dann ist außerdem seitlich vom Kern gar kein freier Raum zum Durchtritt des Idiozoms vorhanden. Als ich die Figuren 57, 58, 59, 60, 61 zuerst sah, dachte ich daran, daß durch den gespaltenen Kern ein freier Weg zum Durchtritt des Idiozoms geschaffen sei. Bald erkannte ich aber, daß der Zutritt des Idiozoms an die Basis des Kerns etwas Sekundäres ist; von einer Ableitung des Idiozoms von einer die Centralkörper umgebenden Hülle mußte ich deshalb Abstand nehmen.

Die zweite mögliche Entstehung wäre die aus einer besonders differenzierten Protoplasmapartie. Wie eine große Anzahl andrer Autoren, könnte ich diese Behauptung aufstellen, aber ich glaube, sie hätte nur geringe Beweiskraft. Auch wäre die berechtigte Frage aufzuwerfen, warum das Idiozom, wenn es sich schon aus dem Protoplasma bilden kann, anfänglich in einer scheinbar willkürlichen Lage im Protoplasma auftritt, um dann zu einer andern Stelle im Protoplasma hinzuwandern. Dieser Umweg wäre doch überflüssig. Also auch diesen Erklärungsversuch der Entstehungsweise halte ich für nicht überzeugend.

Bliebe also nur noch die OTTEsche Darlegung für die Entstehung des Idiozoms, nämlich die Herkunft aus den restierenden Spindelfasern.

Es war mir allerdings trotz eifrigen Bemühens nicht geglückt, eine derartige Entwicklung und Ableitung des Idiozoms nachweisen zu können. Dazu sind die Verhältnisse bei *Pachyiulus* zu minutiös und zu schwierig. Normale typische Spermatozoen dürften zu einer Nachprüfung der von OTTE ausgesprochenen Ansicht über die Entstehung des Idiozoms besser geeignet sein. Die OTTEschen Bilder

machen es aber recht wahrscheinlich, daß das Idiozom tatsächlich aus den Centralspindelfasern entsteht.

Ich glaube, daß auch bei *Pachyiulus* die Bildung des Idiozoms auf die gleiche Weise erfolgt. (Ich behalte aus dem gleichen, obengenannten Grunde wie Otte den Namen Idiozom bei.) Für diese vermutliche Entstehung des Idiozoms habe ich außer der Überlegung per exclusionem allerdings nur die eine annehmbare Tatsache zu verzeichnen, daß sich die restierenden Spindelfasern nach der letzten Reifungsteilung noch eine gewisse Zeit erhalten und bis an die Kernmembran heranreichen (Fig. 40). Ganz unmöglich war es mir aber, das weitere Verhalten der Spindelfasern zu verfolgen; aber wie gesagt, vermute ich, daß sie, wie bei *Locusta*, auch bei *Pachyiulus* das Idiozombläschen liefern.

Es kann dieser negative Befund nicht wundernehmen, ist ja bei einer überaus großen Anzahl von Objekten, und noch dazu bei günstigeren, das Idiozombläschen erst, nachdem es fertig gebildet war, in der Zelle erkannt worden.

Auch die weitere Umbildung des Idiozoms ist mit großen Schwierigkeiten zu verfolgen. Schuld daran ist die von dem Idiozom eingenommene Lage in der Zelle bei der Umwandlung zum Spitzenstück. Es liegt, wie schon gesagt, an der Basis des Kerns, dort wird es nun meistens von dem herausgebildeten Mitochondrien-»Gerüst« verdeckt (Fig. 61, 68, 72—78). Glücklicherweise kann man bei den Substanzen des »Gerüstes« in gewissen Stadien die Farbe ausziehen, ohne daß das Idiozom die Farbe abgibt. Nach einer dementsprechenden Behandlung der Präparate läßt sich das Idiozom in seiner Umwandlung studieren.

Man bemerkt zunächst an dem halbmondförmigen Idiozombläschen eine schwach gebogene, dunkel färbbare Substanz, welche von der Idiozomflüssigkeit ausgeschieden werden dürfte (Fig. 66, 67). Nun entsteht ein Gebilde von der Form einer ganz kleinen dreikantigen Pyramide (Fig. 69 und 86, 87, 88), welche manchmal einen etwas längeren, spitz auslaufenden Fortsatz in der Richtung nach den Centrosomen hin aufweisen kann (Fig. 70, 71). Diese Differenzierung zeigt sich in denjenigen Entwicklungsstadien, wo sich die äußeren mechanischen Vorgänge zur Verwirklichung der Doppelhutform in der Zelle abspielen. Es ist nicht von der Hand zu weisen, daß auch die Substanz des Spitzenstückes eine gewisse Elastizität besitzt, die bei jenen mechanischen Vorgängen vonnöten ist.

Sind die mechanischen Spannungen vorüber, dann ist der be-

sprochene Fortsatz nicht mehr vorhanden, das Spitzenstück ist gegen Ende der Spermatidenentwicklung und beim ausgebildeten Spermatozoon ein kleines, beinahe kornartiges Gebilde (Fig. 77, 78 und Fig. 90, 91, 92). Bei einer Reihe von Schnittfiguren ist das Spitzenstück unmöglich zu erkennen, es ist vom »Gerüst« verdeckt.

Bei der Fertigstellung meines vorläufigen Berichtes konnte ich über den Verbleib des Spitzenstückes, nach der Fig. 60 etwa, keine positiven Angaben mehr machen. Ich gab damals der Vermutung Ausdruck, daß die Vorgänge atavistische Erscheinungen wären in bezug auf die Ausbildung eines Spitzenstückes. Ich wurde in meiner Vermutung noch bestärkt, da die Decapoden-Spermatozoen, die in ihrer Genese, wie aus der vorliegenden Arbeit wohl zu ersehen ist, viele Analogien mit den *Pachyiulus*-Samenelementen aufweisen, überhaupt nicht die Spur einer Anlage eines Spitzenstückes zeigen (Kolzoff).

Ich war mir damals schon der geringen Wahrscheinlichkeit meiner Hypothese wohl bewußt, denn wenn die Anlage eines spezifischen Bestandteiles der Spermatidenzelle einmal vorhanden ist, so ist es von vornherein wahrscheinlich, daß die Anlage zur Durchführung kommt. Meine diesbezüglichen weiter fortgestzten Studien haben nun dies bestätigt. Etwas problematisch bleibt aber immerhin das Spitzenstück bei *Pachyiulus* insofern, als es wohl kaum als ein »Perforatorium« wirken dürfte. Dagegen spricht schon seine Form und die von ihm eingenommene Lage in der Samenzelle.

Vielleicht ist dieses Spitzenstück nur als ein Gebilde zu betrachten, das gewisse chemische Substanzen in sich birgt, die eine Erweichung und Auflösung der Eimembran bewirken können, womit den Spermatozoen der Eintritt in das Ei selbst erleichtert wird.

Die Schwanzgeißel.

Von ganz besonderer Wichtigkeit war die Feststellung eines Schwanzfadens, der, wie ein Blick auf die Bilder 81—92, welche nach lebend beobachteten Zellen hergestellt sind, zeigt, außerordentlich deutlich ist[1]. Schon von Figur 81 ab, bei einer also noch relativ sehr jungen Spermatide, ist ein feines Fädchen zu konstatieren, welches vom distalen Centrosoma auswächst.

---

[1] Die Schwanzgeißel konnte anläßlich eines in der Ges. z. Beförd. der gesamt. Naturwiss. zu Marburg gehaltenen Vortrages an lebenden Spermatozoen demonstriert werden.

Auf Schnittpräparaten läßt sich die Geißel sehr schwer sichtbar machen, nur auf dem Stadium der Figur 74 konnte ich die Geißel als ein feines, schon ziemlich langes Gebilde auffinden. In diesem Stadium nimmt, wie früher schon einmal erwähnt, die vorher glashelle Grundsubstanz des Hodenfollikels eine gelbliche Färbung an, herrührend von den abgeworfenen und verflüssigten Protoplasmapartien. Diesem Umstand ist es zu verdanken, daß die Geißel in jenen Präparaten sichtbar wurde.

Die Befunde am lebenden Objekt dürften aber ungleich wertvoller sein. Mit dem Fortschreiten der Umwandlung der Spermatide wächst die Geißel zu einem relativ langen Faden heran, der in seiner definitiven Ausbildung ungefähr das Dreifache der Größe der ganzen Zelle beträgt.

Eine Bewegung der Geißel glaubte ich einige Male beobachten zu können, aber nicht mit voller Bestimmtheit. Wenn man bedenkt, daß man nicht oft bei typischen Spermatozoen eine Bewegung der Geißel beobachten kann, so ist das auch beim Spermatozoon von *Pachyiulus* begreiflich.

Aus den Biegungen aber, welche der Schwanzfaden zeigen kann (Fig. 86, 88, 89, 91, 92), läßt sich schließen, daß ihm eine gewisse Elastizität innewohnen muß. Daß dieser Schwanzfaden zur Bewegung des Spermatozoons beiträgt, dürfte sehr wahrscheinlich sein. Damit würde die von Silvestri vertretene Auffassung von dem »immobilen« Spermatozoon, der auch schon im Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte von Korschelt und Heider (Allg. Teil, S. 365) widersprochen wurde, wiederlegt sein.

Hier muß ich nun noch eine weitere Angabe von Silvestri richtigstellen. Silvestri glaubte in seiner Figur 10 das Telophasestadium der zweiten Reifungsteilung bei *Pachyiulus* zu sehen. In diesem Bilde sind die Spermatiden schon hoch differenziert, sie haben etwa das Stadium, das meiner Figur 60 etwa entspricht, schon erreicht. Silvestris Vorstellung geht nun dahin, daß die Spermatocyten zweiter Ordnung bei ihrer Trennung nicht im Besitz von Spindelfasern wären bzw. keinen sogenannten Zwischenkörper aufwiesen. Diese Angaben habe ich schon vorher auf Seite 599 berichtigt.

Wie verhält es sich aber mit dem von Silvestri wiedergegebenen Bilde? Es ist sicher, daß Silvestri dieses gesehen hat.

Meine Figur 85 stellt ein Bild nach einer lebenden Beobachtung dar. Man sieht, daß hier ganz ähnlich wie im Silvestrischen Bild 10 nach dem Schnittpräparat noch zwei Spermatiden zusammen-

hängen. Sie sind in meinem Bilde noch etwas höher differenziert als im Silvestrischem Bilde.

Es gibt für dieses Bild eine andre Erklärung: Der Kern der Spermatocyte zweiter Ordnung hat sich in der letzten Reifungsteilung wohl getrennt, der Zelleib hat sich aber nicht durchgeschnürt. Ungeachtet dessen ist die Umwandlung der zusammenhängenden Spermatiden vor sich gegangen, die Partien um den Kern haben sich gebildet, und auch die Basis der Hutes wird durch die fadenförmigen Mitochondrien für beide Spermatiden aus einer gemeinsamen Quelle herausgebildet.

Diese Erscheinung bei *Pachyiulus* braucht keineswegs eine pathologische zu sein, es können aus den ausnahmsweise zusammengebliebenen Spermatiden noch ganz normale Spermatozoen hervorgehen. Sobald sich die eine Protoplasmaschicht abschnürt, können sie den gleichen Entwicklungsgang durchmachen wie die übrigen Spermatiden.

Mit diesem, wenn auch seltenen Vorkommen ist eine Überleitung zu der Bildung von Riesenspermatozoen, die ja öfters beschrieben werden, gegeben. Für letztere unterbleibt dann nicht nur allein die Durchschnürung des Zellkörpers, sondern auch die Trennung des Kerns der Spermatocyte erster Ordnung. Ich glaube, daß sich auch bei *Pachyiulus* »Riesenspermatozoen« bilden können, sah allerdings nur ein einziges Mal ein lebendes, besonders großes Spermatozoon. Leider kann ich keine zeichnerische Wiedergabe dieses Befundes geben, da mir die Zelle unter dem Deckglas plötzlich wegschwamm und dann nicht mehr zu finden war.

Das Spermatozoon.

Nachdem nun alle Bestandteile der jungen Spermatide in ihrer Umwandlung genau verfolgt wurden, ist bekannt, wie die einzelnen Bestandteile des ausgebildeten Spermatozoons aufzufassen sind.

Von besonderer Wichtigkeit war die Verwandlung der Mitochondrien. Sie umschließen den Kern wie mit einem geschlossenen Kästchen, welch letzteres durch eine Zusammenfügung des Mitochondrien-»Panzers« mit dem Mitochondrien-»Gerüst« entstanden ist. Ferner wiesen die Mitochondrien noch andre Bildungen auf, die von dem »Panzer« in das Protoplasma ausstrahlenden Stäbe.

Aus diesen Umständen, und noch dazu bei der relativ festen Konsistenz, dürfen die Mitochondriengebilde als ein Skelett der *Pachyiulus*-Spermatozoen angesprochen werden.

Außerdem war die Anwesenheit eines Spitzenstückes sowie die eines wohlausgebildeten Schwanzfadens zu konstatieren. Somit ist die Zurückführung der ganz atypischen Spermatozoonform von *Pachyiulus varius Fabre* auf die Geißelzellenform ermöglicht worden.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. KORSCHELT, welcher die Anregung zu dieser Arbeit gab, für die vielen Ratschläge und für die freundliche Unterstützung, die er mir bei der Ausführung der Arbeit angedeihen ließ, ergebensten Dank auszusprechen. Auch Herrn Prof. MEISENHEIMER und Herrn DR. TÖNNIGES möchte ich an dieser Stelle für das große Interesse danken, welches sie meinen Untersuchungen entgegenbrachten.

Marburg, im Februar 1909.

Zitierte Literatur.

ALLEN, CH. 1904. Chromosome reduction in Lilium canadense. In: Bot. Gaz. Vol. 37.

BENDA, C. 1898. Über die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertebraten. In: Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abt.

—— 1902. Die Mitochondria. In: Ergebn. Anat. Entw. Bd. 12.

BERGHS, J. 1904. La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogenèse végétale I—II. In: La Cellule. Vol. 21.

—— 1905. III—IV. Ibid. Vol. 22.

BLACKMAN, M. W. 1905. The spermatogenesis of Scolopendra Heros. In: Bull. of the Mus. of comp. Zoolog. Vol. 68.

—— (presented by E. L. MARK). 1907. The spermatogenesis of the Myriapods V. On the spermatogenesis of Lithobius. In: The Proceedings of the Amer. Acad. of Arts and Sc. Vol. XLII. No. 19.

BONNEVIE. K. 1905. Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enterexenos oestergreni. In: Anat. Anz. Bd. 26.

—— 1906. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos. In: Jena. Z. Naturw. Bd. 41.

BOVERI, TH. 1904. Ergebnisse über die chromatische Substanz des Zellkerns. Jena.

—— 1907. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. In: Zellenstudien VI. Jena.

BRAUER, AUG. 1892. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. 42.

DAVIS, H. SP. 1908. Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae. In: Bull. of the Mus. of Comp. Zool. Vol. 53. No. 2.

FICK, R. 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. In: Arch. Anat. Physiol. Anat. Abt. Suppl.

—— 1907. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. In: Ergebn. d. Anat. u. Entw. Bd. 16.

Fick, R. 1907. Über die Vererbungssubstanz. In: Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.

—— 1908. Zur Konjugation der Chromosomen. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. 4. Heft.

Flemming, W. 1891. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Teil. In: Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 37.

Gilson, G. 1886. Étnde comparée de la Spermatogenèse. In: La Cellule. Tome II.

Goldschmidt, R. 1902. Untersnchungen über Eireifung, Befruchtung nnd Zellteilnng bei Polystomum integerrimum Rud. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61. 3. Heft.

—— 1905. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Lss. In: Zoolog. Jahrb. Anat. Bd. 21.

—— 1808. Referat über die Arbeit von Otte, H. (Locnstaspermatogenese). In: Centralblatt. Bd. 15. Nr. 4/5.

Grégoire, V. und Deton, W. 1906. Contribution à l'étude de la Spermatogenèse dans l'Ophriotrocha pnerilis. In: La Cellule. Tome 23.

Gutherz, S. 1907. Zur Kenntnis der Heterochromosomen. In: Mikr. Anat. Bd. 69.

Häcker, V. 1899. Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. Jena.

—— 1904. Heterotypische Teilnng. Rednktion und andre zelltheoretische Begriffe. In: Zool. Anz. Bd. 28.

—— 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. und Fortschr. d. Zool. Bd. 1. Heft 1.

—— 1909. Über die Chromosomenbildung der Anlacanthiden. Zur Kritik der Hypothese von der Parallelkonjugation. In: Zool. Anz. Bd. 34. Nr. 2.

Dawson Hendersen, W. 1907. Znr Kenntnis der Spermatogenese von Dytiscus marg., nebst einigen Bemerkungen über den Nucleolus. In: Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 87. 4. Heft.

Kolzoff, N. K. 1906. Stndien über die Gestalt der Zelle. Untersuchnngen über die Spermien der Decapoden als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67.

Korff, K. v. 1899. Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54.

Korschelt, E. 1895. Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophriotrocha puerilis. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60.

—— 1906. Über Morphologie und Genese abweichend gestalteter Spermatozoen. In: Verh. d. zool. Ges. Marburg.

Korschelt, E. und Heider, K. 1902/03. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Jena.

Lenhossek, M. v. 1903. Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena.

Marcus, H. 1906. Ei nnd Samenreifung bei Ascaris canis. In: Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 68.

Maréchal, J. 1905. Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Teleostierei. In: Anat. Anz. Bd. 26.

Matschek, H. 1909. Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei den Copepoden. In: Zool. Anz. Bd. 34. Nr. 2.

Mc Clung. 1905. The Chromosome complex of Orthopteran spermatocytes. In: Biol. Bull. Vol. 9.

Mc. Gregor, J. H. 1899. The spermatogenesis of Aphiuma. In: Journ. Morphol. Vol. 15.

Meves, Fr. 1897. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. 48.

—— 1898. Zellteilung. In: Ergeb. Anat. Entw. Bd. 8.

—— 1900. Über den von v. La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56.

—— 1902. Über oligopyrene und apyrene Spermien von Paludina und Pygaera. In: Arch. f mikr. Anat. Bd. 61.

—— 1902. Struktur und Histogenese der Spermien. In: Erg. Anat. Entw. Bd. 11.

—— 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über die Chromatinreduktion. In: Arch. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 70.

—— 1908. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! In: Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. Heft 4.

Montgomery, Th. 1900. The spermatogenesis of Peripatus Balfouri up to the formation of the spermatid. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. 14.

—— 1905. The Terminologie of aberrant Chromosomes and their Behavior in certain Hemiptera. In: Science. N. S. Vol. 23. Nr. 575.

Moore, J. E. S. and A. L. Embleton. 1906. On the synapsis in Amphibia. In: Phil. Trans. Roy. Soc. London B. Vol. 77.

Murray, J. A. 1898. Contributions to a knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata — Helix and Arion. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 11.

Oettinger, R. 1908. Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreifung und Samenbildung von Pachyiulus varius Fabr. In: Zool. Anz. Bd. 33. Nr. 5/6 u. Nr. 7/8.

—— 1909. Über abweichend geformte (atypische) Spermatozoen und ihre Bildungsweise bei Myriopoden. Bericht d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturwiss. zu Marburg. Nr. 2.

Otte, H. 1907. Samenreifung und Samenbildung von Locusta viridissima. In: Zool. Jahrb. Bd. 24. Heft 3.

Rath, O. v. 1890. Über die Fortpflanzung bei Diplopoden (Chilognathen). In: Bericht der Nat. Ges. zu Freiburg. Bd. 5. Heft 1.

Schäfer, Fr. 1906. Spermatogenese von Dytiscus. Ein Beitrag zur Frage der Chromatinreduktion. In: Zool. Jahrb. Bd. 23. Abt. f. Anat. Heft 4.

Schreiner, A. u. K. E. 1905. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. I u. II. In: Arch. Biol. Bd. 21.

—— 1906. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. In: Arch. Biol. Bd. 22.

—— 1906. II. Die Reifung der männlichen Zellen bei Salamandra usw. In: Arch. Biol. Bd. 22.

—— 1906. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von Ophriotrocha puerilis. In: Anat. Anz. Bd. 29. Nr. 18.

—— 1907. IV. Die Reifung der Geschlechtszellen von Enteroxenos oestergreni. Bonn. In: Videnskabs-Selskabets Strifter I Math. Naturw. Kl. Nr. 2.

—— 1908. V. Die Reifung der Geschlechtszellen von Zoogonus mirus Lss. In: Ibid. Nr. 8.

—— 1908. Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Erwiderung an die Herren Fick, Goldschmidt und Meves. In: Ibid. Nr. 4.

Silvestri, F. 1902. Ricerche sulla Fecondazione di un animale a spermatozoi immobili. In: Roma Dal Lab. di Anatomi a Comp. della Univ. di Roma. Biol. Vol. VI.

Stevens, W. S. 1900. The spermatogonial divisions in Brachystola magna. In: Bull. Univ. Kansas. Vol. 9.

—— 1902. On the morphology of the chromosome grup in Brachystola magna. In: Biol. Bull. Vol. 4.

Tellyesniczky, K. v. 1907. Die Entstehung der Chromosomen. Evolution oder Epigenesis? Berlin.

Tönniges, C. 1902. Zur Spermatogenese von Lithobius forficatus. In: Korschelt u. Heider, Lehrbuch d. vergl. Entw.-Gesch. Allg. Teil.

—— 1904. Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese bei den Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71.

Tretjakoff, D. 1904. Die Bildung der Richtungskörperchen in den Eiern von Ascaris megalocephala. In: Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 65.

Vejdowsky, F. 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung In: Kgl. böhm. Ges. d. Wiss. Prag.

Wassilieff, A. 1907. Zur Spermatogenese bei Blatta germanica. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.

Weismann, A. 1902. Vorträge über Descendenztheorie. Jena.

Wilson, E. B. 1905. The Chromosomes in Relation to the Determination of Sex in Insekts. In: Science. No. 5. Vol. 22. No. 564.

—— 1905. Studies on Chromosomes I u. II. In: The Journ. of experm. Zool. Vol. 2.

—— 1906. Studies on Chromosomes III. Ibid. Vol. 2.

Winiwarter, H. 1901. Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). In: Arch. Biol. Vol. 17.

Ziegler, H. E. 1905. Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXI—XXXIV.

Sämtliche Fignren wurden auf den Tisch projiziert, in gleicher Höhe mit dem Fuße des Mikroskops. Die Figuren 1—78 sind nach Schnittpräparaten gezeichnet, die Figuren 79—92 nach lebenden, in Kochsalzlösungen befindlichen Zellen. Die Figuren 1—40 weisen eine Vergrößerung von 2500 × (Zeiss. Imm. homog. $1/12$ + Comp. Ocular 12), die Figuren 41—78 eine auf photographischem Weg hergestellte Vergrößerung von ungefähr 3800 × auf. Die lebenden Zellen sind 2500 × vergrößert. Sämtliche Figuren sind mit Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates der Firma Zeiss hergestellt.

Fig. 1. Äquatorialplatte einer jungen Spermatogoniengeneration.

Fig. 2. Äquatorialplatte der letzten Spermatogoniengeneration. Das Protoplasma der Zelle ist reduziert.

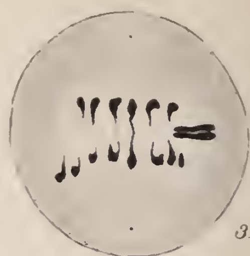
Fig. 3. Metaphase einer Spermatogonie. Das accessorische Chromosom noch nicht durchgeteilt.

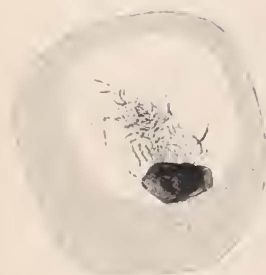
Fig. 4. Späte Metaphase einer Spermatogonie. Das acc. Chromosom durchgeteilt.

Fig. 5—20. Spermatocyten bis zur ersten Reifungsteilung.


1.


2.


3.


8.


9



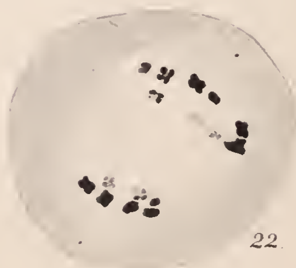

14.


15

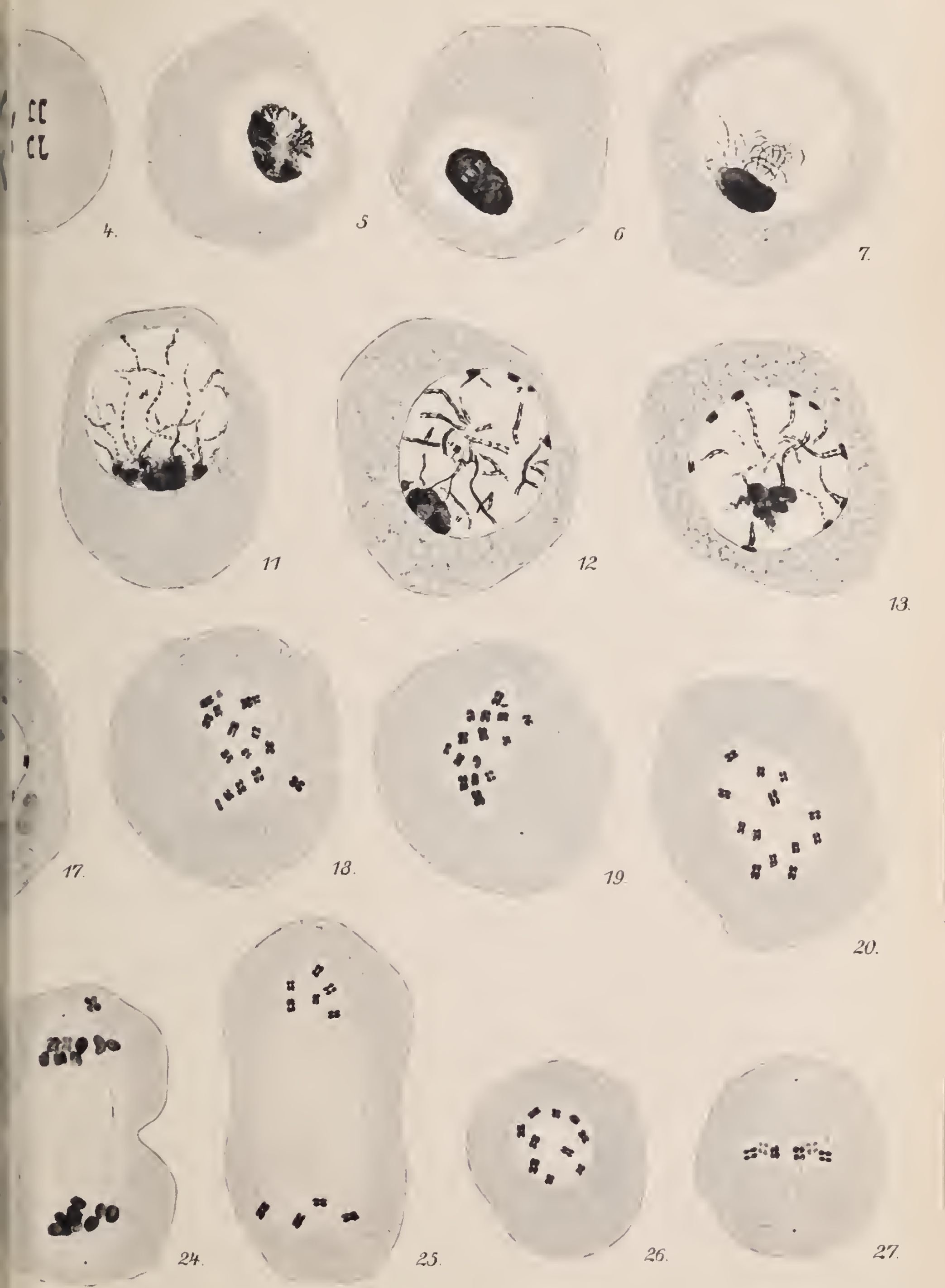

16.




21.


22.


23.



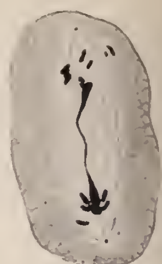
...gelmann, Leipzig

Lichtdruck v. C. G. Röder, G.m.b.H. Leipzig


28.


29.


30.


31

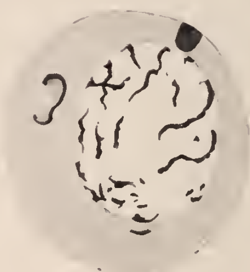

36.

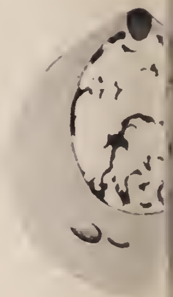

37.


38.


42.


43.


44.




49.

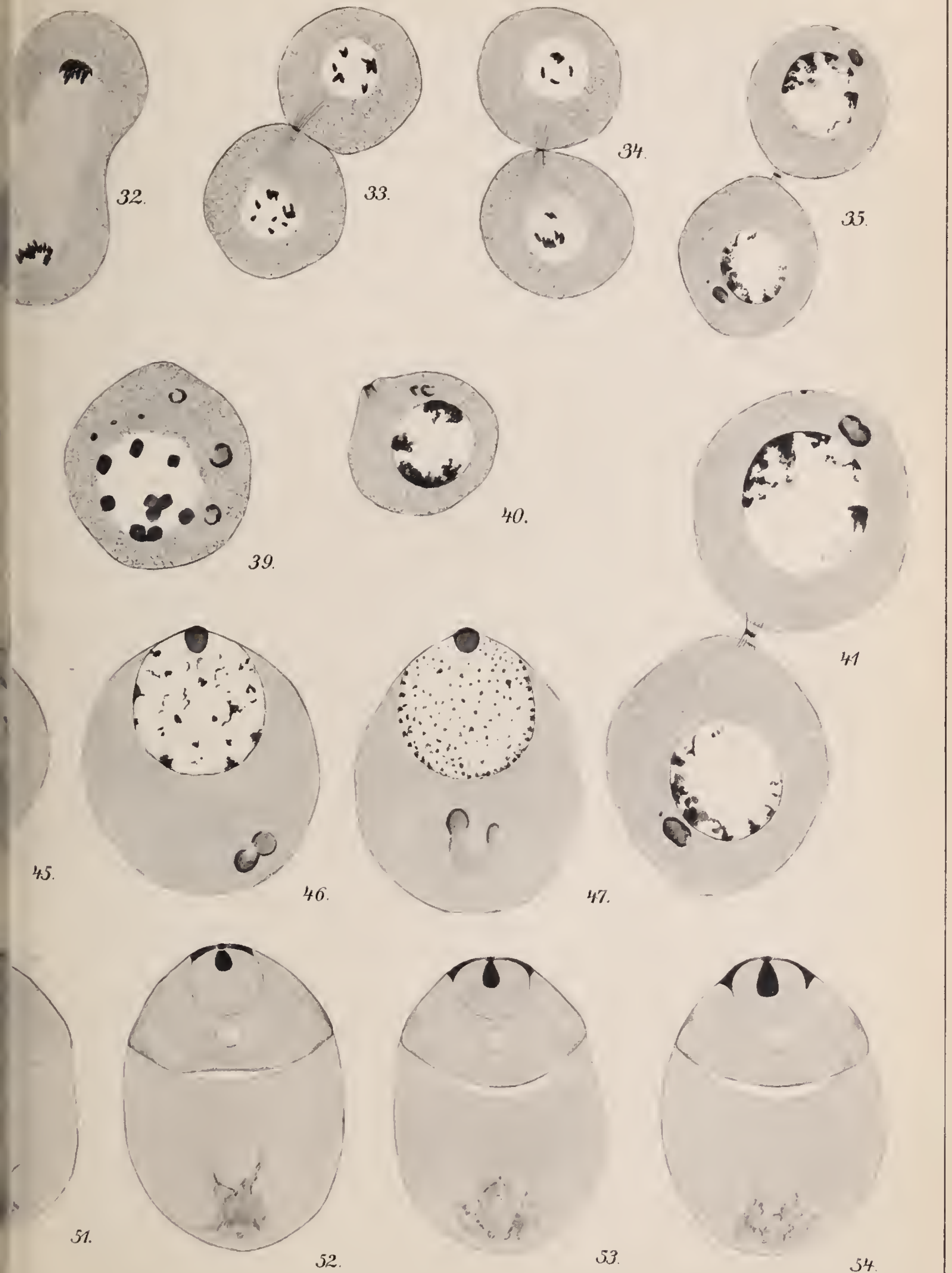

48.


50.



Richard Oettinger gez.

Verlag v. Wilheln

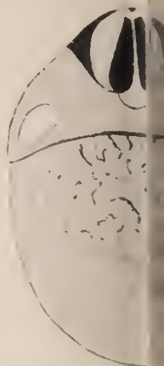


..lmann, Leipzig.

Lichtdruck v. C. G. Röder, G.m.b.H. Leipzig.


55.


56.



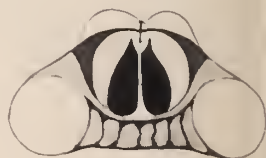

60.


61.


62.


66.


67.


68.


72.


73.


74.



Richard Oettinger gez.

Verlag v. Wilhe



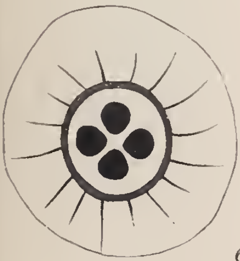
57.



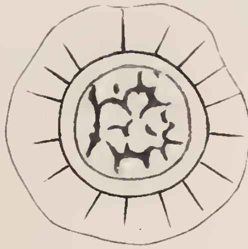
58.



59.



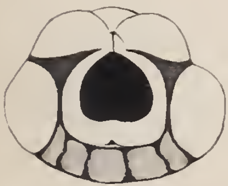
63.



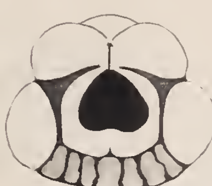
64.



65.



69.



70.



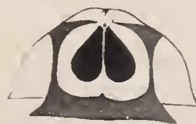
71.



75



76.



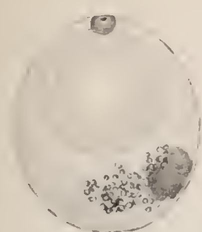
77.



78.

gelmann, Leipzig

Lichtdruck v. C. G. Röder G.m.b.H. Leipzig.


79.

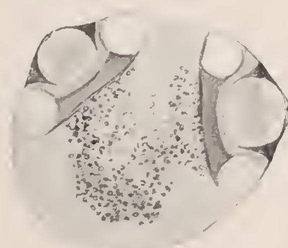

80.

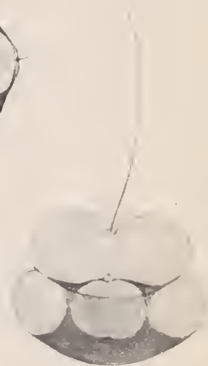

81.

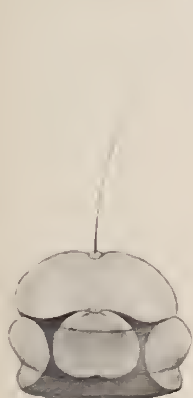

82.

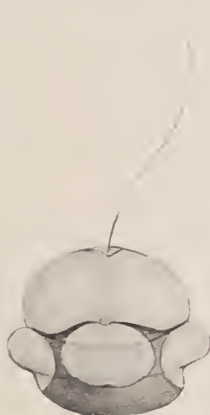

83.


84.


85.


86.


87.


88


89.


91.


92.


90.

Richard Oettinger gez. Verlag v Wilhelm Engelmann, Leipzig Lichtdruck v. C. G. Röder, Gm. b. H., Leipzig.

Fig. 5 u. 6. Ganz junge Spermatocyten erster Ordnung. Das Chromatin in eiuem dichten Klumpen zusammengeballt. Kerumembran fehlt.

Fig. 7—15. Auflösuug des Klumpens zur Bildung der definitiven Chromosomen.

Fig. 7—10. Feine Fädchen mit Chromatinkörncheu beladen.

Fig. 11. Der Klumpeu iu mehrere Stücke zerfallen. Einige Fädchen haben die Kernmembran erreicht.

Fig. 12—15. Ausbildung der Chromosomen an der Kernmembran.

Fig. 16—17. Die Chromosomen sind gebildet. Im Protoplasma der entfärbte Mitochondrieukörper.

Fig. 18—19. Prophasen der ersten Reifungsteilung.

Fig. 20. Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung.

Fig. 21—25. Erste Reifungsteilung.

Fig. 21. Metaphase, das acc. Chromosom von einer Spindelfaser erfaßt.

Fig. 22. Späte Metaphase.

Fig. 23. Anaphase. das acc. Chromosom hinkt nach.

Fig. 24. Anaphase, das acc. Chromosom zum Pol gezogen.

Fig. 25. Anaphase.

Fig. 26—35. Zweite Reifungsteilung.

Fig. 26. Äquatorialplatte einer Spermatocyte zweiter Ordnung, zarte Kernmembran.

Fig. 27—29. Metaphaseu.

Fig. 30. Metaphase. Verschieden zeitliche Durchteiluug der Chromosomen. Das acc. Chromosom liegt noch nicht in der Äquatorialplatte.

Fig. 31. Späte Metaphasen. Das acc. Chromosom wird durchgeteilt.

Fig. 32—34. Telophaseu.

Fig. 35. Späte Telophase.

Fig. 36—40 zeigen die Mitochondralgebilde.

Fig. 36. Junge Spermatocyte erster Ordnung. Ein großer Mitochondrienkörper.

Fig. 37. Spermatocyte erster Ordnung. Der Mitochondrienkörper in zwei kleinere zerfallen.

Fig. 38—39. Spermatocyten zweiter Ordnung mit Mitochondralgebilden.

Fig. 40. Juuge Spermatide mit Mitochondralgebilden.

Fig. 41—78. Umbildung der Spermatideu.

Fig. 41 = Fig. 35 s. d.

Fig. 42. Im Keru die Chromosomen aufgelöst. Au der Zellperipherie ein Doppelcentrosoma, in dessen Nähe der »Centrosoma«-Mitochondrienkörper (C. M. K.)

Fig. 43. Kern excentrisch. C. M. K. kleiner geworden.

Fig. 44. Im Kern die Chromatinteilchen in Ketten aufgereiht. C. M. K. vierseitig.

Fig. 45. Kern in der Nähe der Zellperipherie.

Fig. 46. Kern ganz dicht an der Zellperipherie. Das Chromatin in größere Brocken zerfallen. C. M. K. in eiuer Mulde des Kerns.

Fig. 47. Im Kern das Chromatin in kleinere Brocken zerfallen.

Fig. 48—50. Das Chromatin zerfällt weiter. An die Basis des C. M. K. legen sich stark färbbare Chromatinteilchen dicht an. Volumen des Kerns nimmt an Größe ab. Der C. M. K. retiriert aus der Kernmulde.

Fig. 51. Auftreten der Scheidewand im Cytoplasma. C. M.-Substanz umfließt deu Kern. Größere Chromatinansammlung.

Fig. 52. Die C. M. S. umfließt weiterhin den Kern. Die chromatische Substanz wird größer. Erstes Auftreten der Sphäre. Beginn der seitlichen Blasenbildungen.

Fig. 43—56. Ausbildung der »fadenförmigen« Mitochondrien.

Fig. 53—56. Die chromatische Substanz hat noch weiter zugenommen, bei Fig. 56 vollständig herausgebildet. Die C. M.-Substanz hat den Kern fast vollständig umflossen.

Fig. 57. Ceutrosomen wieder sichtbar. Chromatin des Kerns in Stücke gesondert. Sphäre liegt der chromatischen Substanz halbmondförmig an. Seitliche Blasen größer, scharf abgesetzt. Herantreten der »fadenförmigen« Mitoch. an die Scheidewand.

Fig. 58—61. Bildung des Mittelstückes. Abheben der Zellmembran in der Umgebnng der Centrosomen. Seitenblasen wachsen. Die »fadenf.« Mitoch. bauen das »Gerüst« auf.

Fig. 62. Schiefer Querschnitt der Fig. 57 etwa. Vom Mitochondrien-»Panzer« gehen Körncheu ab zur Bildung der Spangen.

Fig. 63. Querschnitt der Fig. 61 etwa, ein Aufsichtsbild der Zelle. Mitoch.-»Panzer« ein Ring, von ihm gehen feste Strahlen ins Protoplasma ab. Chromatin des Kerns in Stücke gesondert.

Fig. 64—65. Querschnitt der Zelle von unten gesehen. Das »Gerüst« von Fäden durchzogen.

Fig. 66 u. 67. Die eine Protoplasmapartie ist abgeworfen. »Gerüst« entfärbt. Verdichtnng der Sphäre. Die seitlichen Blasen sind noch größer geworden. Die Abhebung der Zellmembran schreitet fort.

Fig. 68. Die Centrosoma-Mitochondrien überbrückt.

Fig. 69—71. Die Seitenblasen und die Abhebung der Zellmembran erreicht den Höhepnnkt. Die chromatische Substanz des Kerns ist komprimiert. Verändernngen an der Sphäre.

Fig. 72—73. Die seitlichen Blasen werden eingestülpt. Im »Gerüst« verschwinden die Spangen.

Fig. 74. Schwanzfaden sichtbar.

Fig. 74—78. Tiefe Einstülpung der seitlichen Blasen. Abflachung der Zellmembran, Mitoch.-»Panzer« und -»Gerüst« vereinigt. Spitzenstück knopfartig.

Fig. 79—92. Lebende Zellen.

Fig. 79 = Fig. 47 etwa.
Fig. 80 = Fig. 48 »
Fig. 81 = Fig. 55 »
Fig. 82 = Fig. 56 »
Fig. 83 = Fig. 60 »
Fig. 84 = Fig. 61 »

Fig. 85. Zwei Spermatiden hängen zusammen, der Protoplasmaleib hat sich nicht durchgeschnürt.

Fig. 86 = Fig. 71 etwa.
Fig. 87 = Fig. 72 »
Fig. 88 = Fig. 73 »
Fig. 89 = Fig. 76 »
Fig. 90—91 = Fig. 78.

A Study of the follicular Epithelium from the Ovary of the Walking-Stick, Diapheromera femorata.

By

Wm. S. Marshall.

With 1 figure in the text and plates XXXV and XXXVI.

The secretory activity of the follicular epithelium in the insect ovary has been known for some time, Stein (25), a majority of the papers on the histology of the ovary containing some mention of or contribution to the subject. By far the largest number of those who have added to this work have adopted the view, that in those insect ovaries in which food chambers are absent, the epithelial cells surrounding the oöcyte play a large part in its growth. Besides the nourishment of the oöcyte the epithelial cells have also, as one of their functions, the secretion of the chorion, and, it has been held, Leydig (16), that this is, in a secretory line, their only activity.

The papers in which one finds reference to this subject are, in general, those on the anatomy and the histology of the insect ovary or, Mollison (20), which have to do entirely with the part played in the nourishment and growth of the oöcyte by the follicular epithelium. In this last mentioned work an historical review, bringing the subject up to 1904, is given and there is no need of here repeating what can be found in Mollison's paper. Since 1904, there have been other papers on the anatomy and histology of the ovarian tubules of insects: Daiber (6), Gross (10), Wielowejski (27); but none of these oppose the view that the epithelial cells have to do with the growth of the oöcytes.

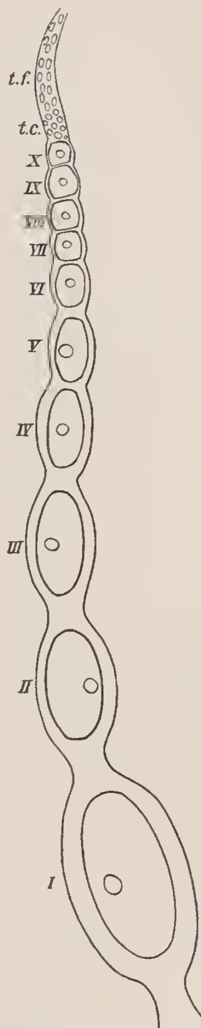
Most of the material used in this work was preserved in Flemming, both weak and strong, although Petrunkewitsch and sublimate solutions were also used. Flemming's triple stain and iron-haematoxylin were used more than any other stains for the sections, but staining was not restricted to these two. For whole mounts Delafield's haematoxylin gave good results especially when the objects were overstained and then washed out with acid alcohol.

Just before the walking-stick begins to lay its eggs there is, in a majority of the ovarian tubules, a great difference in size between the proximal oöcyte and the others (Marshall and Severin [19] fig. 41). After the largest oöcyte has been ejected from the tubule this difference in size in the remaining ones is not for some time so marked. Before the insects have become mature each tubule shows the entire chain of oöcytes in a regular gradation in size from the oldest and largest, proximal, up to the two to four youngest which, situated near the distal end of the tubule, are of nearly the same size (Fig. A). As soon as the large proximal oöcyte has passed out the next one in the tubule, now proximal, must begin a period of rapid growth necessitating a great activity in the follicular epithelium.

A longitudinal section through an ovarian tubule shows a long narrow terminal filament of a nearly equal thickness throughout; proximal to this is a small terminal chamber separated from the terminal filament by a layer of darkened protoplasm, there is also a slight indentation in the tubule at this point (Fig. 1, between t. f. and t. c.). Within the terminal chamber are two different kinds of nuclei; smaller ones very similar in structure to those within the terminal chamber and also those of the epithelial cells, and the larger nuclei of the young oöcytes nearly circular in outline and different in structure from the others. Proximal to the terminal chamber are the oöcytes the two or three youngest of which are generally equal, following these they gradually increase in size. The oöcytes show a linear arrangement except that in some tubules two of the youngest lie side by side Daiber (6). A study of a longitudinal section of a tubule shows that all the oöcytes do not lie in separate chambers entirely cut off from the others and completely surrounded by an enclosing layer of epithelial cells. Figure one, which gives the terminal chamber and the two youngest oöcytes of a tubule shows that there are very few epithelial cells (nuclei here as but few cell boundaries can be distinguished) surrounding either of these

oöcytes nearly all that are present being restricted to that part which in the section we could call the corners. Between the youngest oöcytes, as also between each one and the wall of the tubule, there is a thin layer of cytoplasm which belongs to the nuclei in the corners giving a number of very much flattened cells part only of whose boundaries can be distinguished.

Fig. A.



An ovarian tubule of Diapheromera before the oldest oöcyte has enlarged.

Such an arrangement as we have just described is found around the youngest oöcytes although they are not as yet surrounded by what would appear as a complete epithelial layer. The number of oöcytes having these epithelial nuclei at the corners only and not at the sides differs in various tubules; in some the first oöcyte to be completely surrounded by a distinct layer of cells was the third from the end chamber while in other tubules it was as far down as the fifth. Here and there other epithelial nuclei besides these in the corners are seen, they occur but seldom; when present they are more apt to be found somewhere on the outer surface than between the oöcytes. As noted, a few scattered nuclei may be present around the youngest oöcytes before a complete layer is formed; when such are found at the sides of the oöcytes each nucleus lies with its long axis parallel to the surface of the oöcyte, while those in the corners have no definite orientation (fig. 2 VI). Each epithelial nucleus contains from one to three nucleoli and a number of chromatin granules imbedded in a reticulum. When a complete follicular layer is formed its cells surround the oöcytes on all sides, but, between neighbouring oöcytes, there are only a few flattened cells. The nuclei of the regularly arranged cells at the sides are smaller than most of those lying in the corners, Daiber (6), and all lie flat against the oöcyte (Fig. 2 VI). These epithelial nuclei

are all alike in structure and are also similar to those at the corners of the chambers. If they are compared to the small elongated nuclei of the end chamber the structure of the two will be seen to be identical Daiber (6).

We find in this last mentioned chamber (Fig. 2 VI) that the number of the epithelial nuclei has become much greater. This increase takes place by mitosis, many sections showing mitotic figures in the epithelial cells; these dividing nuclei are never abundant nor do they occur in groups. No amitotic division was observed and this increase in number of the epithelial cells must come from mitotic division of the nuclei in the corners and of those which surround the oöcyte and form the wall of the chamber. In the follicular epithelium of the ovarian tubules of many insects mitosis has been found and, in the walking-stick, the increase in the number of the epithelial cells occurs in the same way.

This chamber we have been describing (Fig. 2 VI), is the first one in which a considerable increase in the size of the oöcyte is noticed, all the younger ones being of a nearly uniform size. With this increase in the size of the chambers there also goes on an increase in the size and number of the epithelial cells so that the layer surrounding the older oöcytes is composed of more and larger cells than that surrounding the younger ones. There is of course a great deal of variation in the number of epithelial cells in chambers of practically the same size found in different tubules. The number of epithelial cells was counted a number of times in longitudinal section of the tubule and one count is given as representative of what would be found in any of them. At first, but two or three nuclei are found at either side of the oöcyte (speaking of a single longitudinal section); after the regular layer of cells is found fourteen nuclei can be seen on either side. The next oldest chamber, the second one around which a complete epithelial layer has been formed, shows twenty-one nuclei at either side, the third also twenty-one, the fourth twenty-seven, the fifth forty-three, and the sixth, seventy-four. The greater length of the older chambers is not due so much to an increase in the size of the cells as to an increase in their number. Later an increase in size becomes very marked but growth is then all in a radial direction.

Another change which takes place as the chambers increase in size is in the shape of the epithelial cell nuclei. When the epithelial layer is first formed the nuclei are ovoid and lie parallel to the

surface of the oöcyte (Figs. 2 VI, 3 and 4). The nuclei increase in size and change their shape until they become nearly spherical (Fig. 5). The nuclei retain their spherical form for some little time as those of this shape can be found predominating in more than one chamber of the same tubule. Next the nuclei begin to elongate, the lengthening taking place now only in a direction radial to the oöcyte (Fig. 10): it will be observed that, after this change in form begins, the future growth of the cell and its nucleus is all in this same direction. The epithelial cells of the older chambers while much larger than those we are at present considering, show this as a great increase in length only so that cells of an old chamber occupy but little more space along the surface of the oöcyte than do these younger ones (compare figure 6 or 10 with 16). The elongated nucleus with rounded ends is typical of all the stages in the growth of the epithelial cells from now until much later when the cells begin to shorten; this other change will be described later. This change in shape of the epithelial cells in passing from the young to the old chamber has been noticed in a number of other insects. During this increase in size of the epithelial cells their structure undergoes but little change. The chromatin granules increase greatly in number but not in size. In the first fully formed chamber the small nuclei generally contain each a single nucleolus, which in some nuclei appears to be composed of a few darkly staining pieces held together by a lighter staining mass. When stained with safranin and well washed these darker portions of the nucleolus are the only parts retaining the stain. In the next oldest chamber there is generally a single nucleole but it often appears broken up and more irregular in outline than in the younger ones. In the fourth chamber from the distal end each nucleus contains, as a rule, two nucleoli, but there may be more.

When the nuclei of the epithelial cells change from a spherical to an elongated form, cell division occurs very frequently, and, from this stage until division ceases, mitotic figures are much more abundant than in the very early stages. In all the later stages there are in each chamber very many more epithelial cells than in the younger ones; the greater number of mitotic figures seen in these later stages is not all due to this increase in the number of cells but also to the greater number of those which are dividing. One may often find older chambers in which but very few mitotic figures are seen, but generally this is not the case. Before the elongation of the epithelial cell nuclei has gone far an increase in the frequency of cell

division becomes apparent. The chromosomes during division are quite large, connecting fibres not very distinct and centrosomes were never seen. Neither at this nor at any other stage in the growth of the chambers do we find the epithelial cells showing any tendency to divide in any particular direction but the axis of division may be parallel, oblique or transverse to the longitudinal axis of the cell (Figs. 11, 13 & 17).

When the epithelial cells have attained a somewhat larger size than those we have just been describing secretory activity becomes quite noticeable (Fig. 10). The oöcyte in such a chamber shows a similarity in contents throughout, this is of a finely granular consistency; as yet no yolk globules have been formed. The granular structure of the peripheral layer of the oöcyte is very similar, microscopically, to the outer margin of the epithelial cells agreeing very closely with what Korschelt (15) has said; „als wenn sich das Plasma der Follikelzellen an seinem Rande in feine Körnchen auflöse." Brandt (3) found very similar conditions to what exists in the walking-stick. His view can be shown by a quotation: „An einigen lebenden, teils erwärmten Präparaten erschien nämlich an optischen Durchschnitten nicht selten die Grenze zwischen dem Epithel und dem Dotter gleichsam verwischt, indem die Enden der Epithelzellen sich in körnige, in die Dottersubstanz verlierende Fasern auflösten. Hierauf basierte ich den Schluß, daß die Dottermasse durch ein Abtröpfeln von Körnchen von den Epithelzellen vergrößert werde, also durch eine excretorische Tätigkeit." The figure shown (10) is from a chamber with oöcyte 0,39 mm long and the epithelial cell nuclei of an average lenght of 0,02 mm. In these cells it is at once noticed that the cytoplasm lying between the free end of the cell and its nucleus contains a number of very large vacuoles; in section seldom more than three of these are seen in any one cell but they are often so regular as to form a vacuolated margin along the surface of the cells. Gross (9) found vacuoles in the epithelial cells of the ovary of *Silpha obscura* but these were scattered throughout the cell; he attributes them to the rapidity with which the nourishment was passed from epithelial cells to oöcyte. The cytoplasm seen between the vacuoles or found in other parts of the cell showed, as has been observed by others, a great similarity to the peripheral layer of the oöcyte i. e. that part of it lying adjacent to the cells. Cell boundaries were generally difficult to trace throughout their entire length, Gross (10). This was also true of the boundaries lying along the surfact

of the oöcyte where the formation of the secretion seemed to obscure or obliterate them, Gross (10). Preservation of the ovaries often tends to shrink the oöcyte so that in many sections it is found to be, either along a part or all of its surface, removed a little from the free margin of the epithelium, Mollison (20). Where this has taken place there is, in almost all cases, a series of strands passing from the margin of the cells to the oöcyte (Fig. 12); these are very similar to the pseudopodia-like processes described by Mollison (20) for *Melolontha vulgaris.* These must not be confused with the processes several observers have noted as present on the epithelial cells during the formation of the chorion. Along this free margin of the epithelial cells is a very thin granular layer and it is from this that the strands pass to the periphery of the oöcyte, some connecting the one part with the other and some extending a part of the distance as if the shrinkage of the oöcyte had split this layer into two parts, one part remaining on the periphery of the oöcyte and the other on the outer margin of the epithelium. As just mentioned, within the chambers of the same size as this one we are describing, the contents of the oöcyte appears the same at all parts. At a little later stage yolk globules begin to appear, at first these are small but increase in size with the age of the oöcyte. The yolk globules are scattered throughout the oöcyte except a rather narrow peripheral layer. Next inside this layer very many of the globules are found but are here small; it appears as if this was the area in which they are first formed. The peripheral layer is of course that part of the oöcyte which first receives the secretion from the epithelial cells, and, just inside this outer layer, the yolk globules first make their appearance.

A section through a follicle a little older than the last, shows the cells and their nuclei to be practically of the same structure as younger ones. Between the outer edge of the epithelial cells and their nuclei large vacuoles are present (Fig. 12) similar to those described in a younger stage (Fig. 10). In the basal region of the cells the cytoplasm does not show any vacuoles; the peripheral layer of the oöcyte is here made up of a finely granular substance (Fig. 12, pl) which is, as in the last figure, pulled away in places from the surface of the epithelium. The outer boundary of the epithelial cells is either very difficult to distinguish or it can not be made out at all, Brandt (4). In this chamber the outer layer of the oöcyte is striated the striae being rather faint and all running in the same direction, perpendicular to the surface of the oöcyte. In nearly all

the chambers of this same size a similar structure is noticed, the principal variations being in the greater width of the outer layer of the oöcyte. This peripheral layer is composed of the matter last secreted by the epithelium; it is formed by a gradual secretion which may increase or decrease in amount with the greater or less activity of the cells. Brandt (2) in *Periplaneta* and *Gryllus* observed a layer, "Zickzacksaum" at the ends of the epithelial cells which he describes somewhat differently: „Diese Enden lösen sich gleichsam in einen Schopf von Protoplasmastreifen auf, welche selbst aus Körnchen bestehen und in den Dotter hineinragen.“ In the epithelial cells of any of these chambers dividing nuclei are quite abundant; the mitotic figures are generally near the basal end of the cells.

In later stages the secretory activity may be indicated in other ways than that just described. After the oöcytes have reached a larger size the epithelial cells do not, as in the younger stages, all appear active but these latter are scattered singly or in groups throughout the follicular epithelium so that resting and active cells are found side by side (Figs. 15 and 16).

Another way in which the secretory activity of the cells was noticed, or, that some closely allied process was going on, was the presence, in many of the cells, of a darkened cytoplasm in that part of the cell nearest the oöcyte. In many cells the cytoplasm at the free end was considerably darker than that in the basal part. All gradations from cells in which the cytoplasm in all its parts stained similarly to those with very much darker free ends, could be found. At the sides of each nucleus there was generally so little space between it and the boundaries of the cell that the condition of the cytoplasm in this region could not, in most cells, be ascertained. Between each end of the nucleus and the adjacent end of the cell there was a considerable amount of cytoplasm; in very many cells that at the free end was darker and denser than that at the base (Fig. 15). In many of the older chambers the cytoplasm of the free end also contained a number of vacuoles (Fig. 13) or showed striations, or both (Fig. 19). The shape of the nucleus in the walking-stick and the small surface facing the oöcyte may account for the fact that all the cytoplasm between the end of the nucleus and the oöcyte was darkened and that there was no small darkened area, Korschelt (13), Mollison (20); this with the small amount of cytoplasm at the sides of the nucleus could also account for not distinguishing a „Zona perinucleare“, Giardina (7), if such was present.

In some chambers a number of epithelial cells showed, at their free ends, an enlarged swollen part which protruded beyond the normal margin of the epithelium; these are found in chambers in which the oöcytes have not reached their maximum size and must not be confused with the processes many others have observed as present during the formation of the chorion. In this same end of the cell a part of the nucleus had either protruded or been pushed out with the cell; in either case the cell had all the appearance of one in which the nucleus was to be, in part, thrown out from it. In the nuclei of such cells a peculiar arrangement of the chromatin granules was noticed, those in the central part of the nucleus had collected in short rows or fused into rods; these were always darkly stained and they invariably pointed towards the median axis of the nucleus and its free end (Fig. 15). Whether this peculiar arrangement of the chromatin granules has anything to do with the throwing off of part of the nucleus is hard to determine. A great many more nuclei with these peculiarly arranged chromatin granules were seen than those with a part of the nucleus protruded. These latter nuclei were found in certain chambers but they were not abundant. Whenever a protrusion of the nucleus was seen the contained chromatin granules were not the same as in the resting cells but in the form of bent or straight rods (Fig. 14); it was not possible to obtain a series showing the commencement and end of this peculiar process but the presence of these rods in protruded nuclei would lead one to believe that the arrangement of the chromatin as just described was connected in some way with what is believed to be a throwing off of part of the cell and nucleus. These nuclei showed a normal structure at both ends the peculiarly arranged chromatin granules being restricted to the central part.

Where secretion by strangulation occurs in the alimentary tract of insects it is possible to find the cut off portions of the cells free in the lumen of the mid-intestine. In the ovarian tubules there is no real cavity in the chambers and only in places a small artificial one where the oöcyte has shrunken from the wall of the follicle; in all other places the wall of the oöcyte is pressed against the surface of the epithelium. If any part of a cell became cut off it would be flattened out between the two opposed surfaces, oöcyte and epithelium, and not easily seen; this does often happen to the protruded ends of the epithelial cells, they being very much flattened. If the ends were cut off from the cells they would soon pass into the

oöcyte, and, loosing their identity, become similar to its other contents. While difficult to determine if there occurs here a process of secretion by strangulation, or some very similar process, we are inclined to the view that such is the case and that there is a pouring out of part of the contents of both cell and nucleus, especially the latter, such part being used by the oöcyte in its growth. The first stage in such a process is probably the peculiar arrangement of a part of the nuclear contents (Fig. 16). That the rods and strings of the chromatin granules have nothing to do with chromosome formation is easily seen by a comparison of the one with the other and also that the peculiar arrangement of the chromatin granules is found in old chambers after mitosis has ceased. The chromosomes are large, evenly distributed throughout the nucleus and, at first, show no regular arrangement.

In the older chambers, where secretion as just described is found, the cells showing it occur side by side with resting cells; scattered among these may also be found many in process of division. In figure 16 the upper cell shows the beginning of the peculiar arrangement of the chromatin granules and represents an earlier stage than those already figured (Figs. 15 and 14). The middle cell in the figure is a dividing one and the lower one a normal resting cell. In the dividing cell here shown the division of the nucleus is completed and a peculiar structure that was seen in several cells after completion of nuclear division is noticed. It consists of two rod-like bodies between the daughter nuclei; each appears, in darkly stained specimens, as a rod, but, when the stain has been well washed out, each rod is seen to consist of a short linear series of darkly staining granules.

Again in many chambers activity of the follicle cells is shown by the greater susceptibility to stains possessed by some cells (Fig. 19). This is noticeable in the older chambers and it is found that the darker cells have no regular arrangement in relation to the others. A surface view of such a chamber shows the darker cells single, in small isolated groups or, generally, forming together an irregular network (Fig. 18). In section these more darkly staining cells show a number of vacuoles in the cytoplasm at their free ends. The difference between these cells was much greater than is shown in the drawing (Fig. 19) and many of the darkest cells had become so colored that it was barely possible to distinguish the contents, while normal cells next to these were very clear. It was also noticeable that in

these dark cells the nucleoli were smaller than in the normal ones. In many sections of different kinds of tissue one may find cells and nuclei that are, without any apparent reason, darker than others. In these cells we are describing the difference was generally very great and, occurring in certain chambers and not in others, we are lead to believe the greater susceptibility of some cells to stains is due to certain activities of the cell and nucleus.

The epithelial cells continue to lengthen as the oöcytes increase in size and finally attain a great length each becoming a very long and narrow cell. The nucleus is only a little narrower and not much shorter than the cell. In structure neither the cell nor its nucleus shows any marked changes, in fact the only difference noticed is a little more irregularity in the shape of the nucleoli. Activity of the cells is still shown in the presence of vacuoles and often a striation at their free ends (Fig. 21). Mitosis practically ceases before the cells attain their maximum length. As will be shown later the oöcytes still increase somewhat in size; this would mean an increase in the number of the epithelial cells were it not for the great change in their shape which now begins to take place and to continue throughout the further growth of the oöcytes.

The peculiar forms and markings of the eggs of the Phasmidae has often been described. *Diapheromera* does not have a strikingly peculiar egg, but one feature has often been noted. Partially down one surface, but not extending from end to end of the egg, is a raised portion or ridge. It is necessary to call attention to this because at this region the epithelial cells are considerably longer than at any other part (Fig. 20). This is due to the greater thickness the chorion will have at this place. None of the cells drawn have been taken from this chorion-forming part but attention is called to the cross section (Fig. 20) to show that even in places other than where the ridge is to be formed, there is a great variation in length of the epithelial cells in the same chamber.

While secretory activity does not cease when the epithelial cells attain their maximum length it does, later, assume another phase, the formation of the chorion. Until this stage is reached there is nothing in this connection different from what has already been described. There is however, beginning at this stage, a marked change in the shape of the epithelial cells. The last epithelial cells described (Fig. 21) were very long and narrow, they formed a row each cell of which, excepting those at the ends of the chamber, stood

perpendicular to the surface of the oöcyte. An examination of a chamber after chorion formation has commenced shows a great change (Fig. 24), the epithelial cells are very much shortened and are of a different shape. The nucleus has undergone as marked a change as the cell and, instead of being long, narrow and straight, it has become bent and twisted into various shapes.

It at first appears strange that epithelial cells from chambers older than the one last described (Fig. 21), should be shorter. Our study has shown us that, so far, the older the chamber the longer the cells composing its wall and one might naturally expect to find a continuation of this throughout the entire tubule. Shortly after all mitosis has ceased in the epithelial cells one notices that the nuclei which are so prominent in all the sections, begin to widen and, if compared with nuclei that have reached their maximum length, it is noticeable that these broader nuclei are also shorter (Fig. 22). This change seems at first to be equally distributed throughout the entire nucleus so that its outline remains quite regular. As the change goes on many nuclei are found which show that the basal part has increased in width in contrast to its other end which grows thinner (Fig. 23). Other nuclei show an equal thickness throughout and a few have the central part thinner than either end. Chambers still older show that very many of the nuclei have not only shortened but that each one is, at one or more places, cut in, as if preparing to divide amitotically (Figs. 23 and 24). There was no particular place where the one or more constrictions appeared although a large majority were near the middle of the nucleus; if but one occurred near an end it was most apt to be present in the basal region. This constriction, or these constrictions, were generally equal from all sides although some nuclei showed an indentation on one side without a corresponding one at any other place.

During and following this constriction the epithelial cells have become much shorter and the nuclei must either flatten or they must bend. The latter is the alternative adopted and we find each nucleus has come to have an exceedingly irregular shape with no possibility of a regular outline being found to which very many of them would conform (Fig. 25). In structure the nucleus shows but little change; there is an increase in the size of the nucleoli and a greater regularity in their shape. At a stage when the nucleus has attained its maximum length the nucleoli were very irregular in outline (Fig. 21), now they are much more rounded (Fig. 25).

Chambers in which the nuclei of the epithelial cells have become bent show a varying amount of secretory activity; this is noticeable along the surface of the epithelium nearest the oöcyte, it takes the form of dark strands passing from the nuclei to the margin of the oöcyte (Fig. 24). The chamber from which this last figure was drawn was one which had reached its maximum size and the growth of the oöcyte had ceased. An examination of the section shows that chorion formation has begun thus accounting for the activity of the epithelial cells.

As soon as the nuclei begin to bend very many of them appear as if they had divided amitotically. In fact, when first examined, it was thought that here in the follicular epithelium of the walking-stick was a very fine example of amitosis. Not only did the nuclei appear to show a division into two equal parts but these parts were often observed to be unequal. More than this, it was first thought that many nuclei divided into three or even four pieces and in all cases no mitotic figures were ever seen. On a closer study of the sections, especially with an immersion lens, it was found that many of the parts which at first appeared to be separated from each other could, by careful focussing, be seen to have a connecting strand. Thus it was that many of the supposedly divided nuclei were not divided although they at first, by their constriction and bending, gave this impression.

It became necessary to make a more careful study of this part of the work than an examination of sections and to compare the nuclei of sections with those in whole mounts. A number of the largest chambers were taken and cut in two, some transversely, some longitudinally. One half of the epithelium of each chamber was imbedded and sectioned; the other half was stained, broken into small pieces and these mounted whole. It was thus possible to study both surface views and sections of the cells of the same chamber. This led to finding many nuclei in the sections that appeared as if they had divided or were in process of amitosis while a careful study of nuclei from the same chamber, but in surface view, showed that in nearly every case the supposedly separated parts of any nucleus were connected to each other.

In all of the old chambers the chorion was being formed and, as it grew in thickness, the epithelial layer became more and more flattened and the nuclei diminished in size (Figs. 25 and 26). The change in shape of the nuclei during this flattening of the epithelium

is best understood from a view of the figures. In figure 24 three epithelial cells are shown shortly after the formation of the chorion has begun. It will be noticed that wherever there was, earlier, a constriction in the nucleus, there now occurs a bend; these thin constricted parts are naturally the regions where the bending can easiest occur. At this stage the cell boundaries can not be seen and in all the older stages it was impossible to find any. There does often occur a narrow open space at such positions as the cell boundaries would naturally occupy and in surface view the cells, low power, appeared clearly marked off from each other.

With the greater flattening of the epithelial layer the nuclei become still more bent and twisted (Fig. 25). In this stage the sections show many nuclei which have apparently divided, these, even in section as the figure just quoted will show, can most of them be seen to be one continuous piece. From the extreme thinness of some of the connecting strands one is not always certain whether the pieces have really separated from each other or are still connected. A surface view of a chamber of about the same age as this one figured shows the same thing (Fig. 27). The nuclei at this stage lie close together and nearly all show to some degree what is represented in the figure.

In answer to the question „Does amitosis occur in the follicle epithelium of the ovary of the walking-stick?“, I would feel called upon to answer that examples might be found but that we do not have here what has been shown to occur in other insects. A glance at three or four of the last figures cited will show how difficult it is to always determine the presence of some of the strands connecting different pieces of the nucleus especially where the parts overlap each other. There is no doubt that nuclei can be found in which two parts, perhaps unequal in size, have become disconnected from each other, but such examples are not common. We can see that a division of the nucleus is exceptional and is due, we think, to the excessive bending and twisting; the epithelial cells cannot in the old chambers be described as binucleate as has been done for a number of other insects.

Summary.

The structure of the terminal filament and end chamber is very similar to what has been found in the Phasmidae, Sinety (24), Daiber (6). After the formation of the oöcyte chambers the epithelial cells



Wilhelm Engelmann

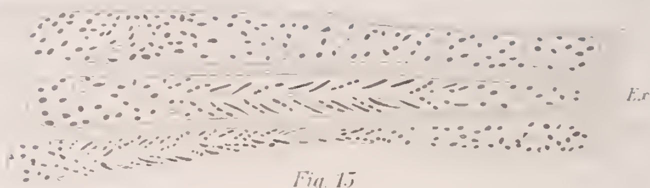


Fig. 15



Fig. 17.

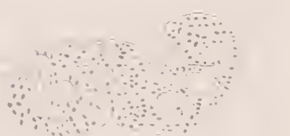






Fig. 24







Ex

Fig. 25.



Fig. 20.

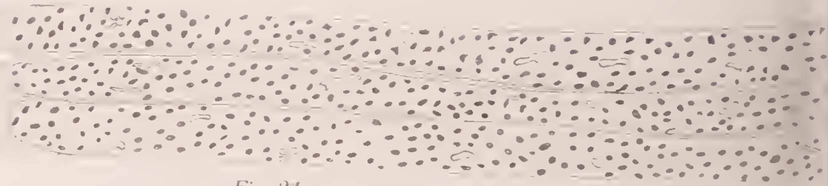
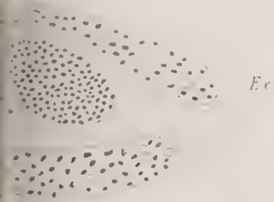
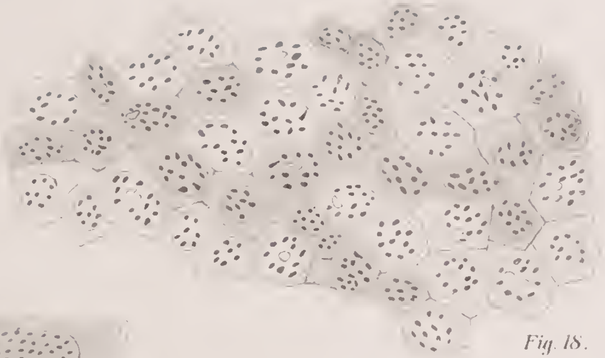


Fig. 21.



16


Fig. 18.

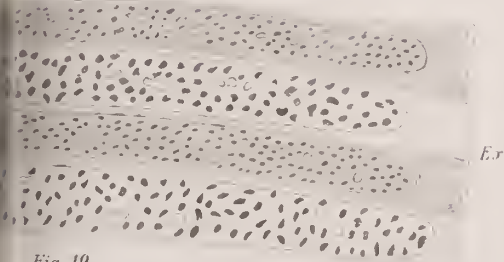


Fig. 19

Fig. 23.




Fig 27.

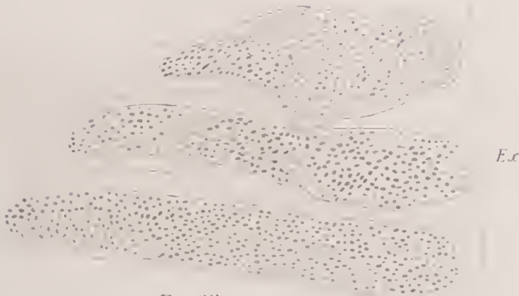


Fig 22.



Fig 26.

...ann in ...
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

and their nuclei change their position; at first they lie with the long axis along the surface of the oöcyte, the nuclei become spherical and then the long axis, both of cell and nucleus, assumes a radial position. During this change the epithelial cells grow and increase in number by mitosis.

Very soon after the chambers are formed the secretory activity of the epithelial cells begins; this is shown in different ways. At about the time the maximum size of the oöcytes is reached the epithelial cells again change their shape; they at first widen, decreasing in length. This continues until the long axis of the cells finally again changes to occupy the same position relative to the oöcyte which it had at first in the youngest chambers. The nuclei after they have shortened a little, become constricted at one or more places; they then begin to bend and become very irregular in shape.

In the walking-stick nearly all the apparent cases of amitosis in the epithelium of the old chambers are really due to this bending of the nucleus and the parts which at first appear to have separated from each other are, in reality, nearly always connected by thin strands.

Zoological Laboratory, University of Wisconsin, Madison, Wis.

Bibliography.

1. Berlese, A. Fenomeni che accompagnano la fecondazione in taluni insetti. Rivista di Patologia Vegetale. Vo! VII. 1898.
2. Brandt, A. Über die Eiröhren der Blatta (Periplaneta) orientalis. Mem. l'acad. Sc. St. Pétersbg. Vol XXI. 1874.
3. —— Über das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig. 1878.
4. —— Die Ernährung und das Wachstum des Dotters im Insektenei. Zool. Anz. Bd, VIII. 1885.
5. De Bruyne, C. Recherches au sujet de l'intervention de la Phagocytose dans le développement des Invertébrés. Archive de Biologie. Vol. XV. 1898.
6. Daiber, Marie. Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von Bacillus rossii, nebst einigen biologischen Bemerkungen. Jen. Zeitschr. Natwissensch. Bd. XXXIX. 1905.
7. Giardinia, A. Sull' esistenza di una zona plasmatica perinucleare nel oocite. Pubbl. del Lab. Zool. e Anat. comp. Palermo. 1904.
8. Gross, J. Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXIX. 1900.
9. —— Untersuchungen über die Histologie des Insektovariums. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XVIII. 1903.

10. Gross, J. Untersuchungen über die Ovarien von Mallophagen und Pediculiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXII. 1905.
11. Grünberg, K. Untersuchungen über Keim- und Nährzellen in den Ovarien und Hoden der Lepidopteren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXIV. 1903.
12. Johnson, H. P. Amitosis in the embryonal envelopes of the Scorpion. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. Vol. XXII. 1892.
12a. Köhler, A. Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXXVII. 1907.
13. Korschelt, E. Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLIII. 1886.
14. —— Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Nova Acta Ksl. Leop.-Carol. Akad. Bd. LI. 1887.
15. —— Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Anat. Bd. IV. 1891.
16. Leydig, F. Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nova Acta Ksl. Leop.-Carol. Akad. Bd. XXXIII. 1867.
17. Ludwig, H. Die Eibildung im Tierreich. Arb. aus d. Zool. Inst. Würzburg. Bd. I. 1874.
18. Lubbock, J. On the ova and psendova of insects. Philos. Trans. Vol. CXLIX. 1859.
19. Marshall, W. S. and H. H. Severin. Über die Anatomie der Gespenstheuschrecke, Diapheromera femorata. Arch. Biontol. Vol. I. 1906.
20. Mollison, T. Die ernährende Tätigkeit des Follikelepithels im Ovarium von Melolontha vulgaris. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXVII. 1904.
21. Paulcke, W. Über die Differenzierung der Zellenelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XIV. 1900.
22. Preusse, F. Über die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LIX. 1895.
23. Rabes, O. Zur Kenntnis der Eibildung bei Rhizotrogus solstitialis, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXVII. 1900.
24. De Sinety, R. Recherches snr la biologie et l'anatomie des Phasmes. La Cellule. Vol. XIX. 1901.
25. Stein, F. Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. I. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.
26. Waldeyer, W. Eierstock und Ei. Leipzig. 1870.
27. von Wieloweyski, H. Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums. Arbeiten aus d. Zool. Inst. zu Wien. Bd. XVI. 1905.
28. Will, L. Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten. Zool. Anz. Bd. VII. 1884.

Explanation of Plates XXXV and XXXVI.

All figures have been drawn with a camera lucida. Ex, whenever present shows the outer, external, surface of the epithelium. T. f., terminal filament. T. c., end chamber.

Fig. 1. Longitudinal section of part of a tubule; this shows the proximal portion of the terminal filament, t. f., the end chamber, t. c., and the two youngest chambers, VIII and IX. × 500.

Fig. 2. Longitudinal section, one side only, of three of the youngest chambers, VI, VII and VIII of figure A. × 1400.

Fig. 3. Section of a part of the wall of chamber V, figure A. × 1400.

Fig. 4. Section showing part of the wall of chamber III, figure A. × 1400.

Fig. 5. Same from chamber II. × 1400.

Fig. 6. Same from chamber I. × 1400.

Fig. 7. Sect on of a portion of the wall of a chamber in which the oöcyte was 0,125 mm long. × 1400.

Fig. 8. Same from a slightly older chamber. × 1400.

Fig. 9. Four epithelial cells from a chamber a little older than the last. × 1400.

Fig. 10. Section of a part of the wall of a chamber about the same age as the last. × 1400.

Fig. 11. One dividing and two resting cells from the wall of a still older chamber. × 1400.

Fig. 12. A number of epithelial cells from another chamber; p. l., outer layer of the oöcyte. × 1400.

Fig. 13. One dividing and one resting cell from a chamber containing an oöcyte 0,19 mm long. × 1400.

Fig. 14. Two epithelial cells: the upper one shows a portion of the nucleus in process of being thrown out of the cell. × 1400.

Fig. 15. Three epithelial cells; the two lower showing the peculiar arrangement of the chromatin granules which may be preparatory to part of the nucleus being ejected from the cell. × 1400,

Fig. 16. Three epithelial cells: the upper cell shows an earlier stage of what is represented in two cells of the last drawing; the central cell after completion of nuclear division. × 1400.

Fig. 17. Two resting and one dividing cell from another chamber showing arrangement of the active, darker, cells among the resting ones. × 1400.

Fig. 18. Surface view of a portion of a chamber showing arrangement of the active, darker, cells among the resting ones. × 1490.

Fig. 19. Section of four cells from another part of the same chamber. × 1400.

Fig. 20. Transverse section of a chamber showing variations in lenght of the cells especially those at that part of chamber where the ridge on the chorion will be formed. × 90.

Fig. 21. Three cells which have reached their maximum length. × 1400.

Fig. 22. Three epithelial cells which have begun to shorten. The nuclei show the change in length and breadth which they first undergo. × 1400.

Fig. 23. Outline drawing of four epithelial cell nuclei. These show the constrictions in the middle which appear after the nuclei have begun to shorten. × 940.

Fig. 24. Three cells from section of an old chamber; the nuclei show early stages of bending. The chorion, ch, is being formed. × 740.

Fig. 25. Section from an older chamber showing the nuclei more bent, chorion not drawn. × 740.

Fig. 26. Portion of a section of an older chamber. The chorion, ch, is nearly formed; the cells and nuclei have become smaller. × 740.

Fig. 27. Surface view of three nuclei. This is characteristic for any of the old chambers. × 740.

Referate.

Grégoire, V. Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée? In: La Cellule. T. XXV, pag. 87—99. 1908.

Grégoire wendet sich gegen die Erklärung, die R. Hertwig in seinem dieses Archiv einleitenden Aufsatz und schon früher von dem Diplotänstadium und der Wachstumsperiode der Spermatocyten und Ovocyten gegeben hat und die einen Ausfluß seiner Vorstellungen über Kernplasmarelation bedeutet. Nach ihm stellt dies Stadium der gespaltenen Fäden des Buketts den infolge einer von den Vermehrungsteilungen herrührenden Depression der Zelle unvollendeten Versuch einer Mitose dar. Dieser Teilungsversuch führt zu einer Vermehrung des funktionellen Chromatins, die Kernplasmarelation wird zugunsten des Wachstums des Plasmaleibes verändert und führt das vorübergehende Anwachsen der Spermatocyte und das riesige des Eis herbei. Gegen diese Auffassung, die, wenn sie sich durchsetzen würde, von einschneidender Bedeutung für die Lehre der Geschlechtszellenbildung wäre und eine neue Methode der Untersuchung auf diesem Gebiet herbeizuführen imstande wäre, wendet Grégoire ein, daß in dem Auftreten des Längsspaltes nicht eine abortive Teilung zu sehen sei, sondern die erste Phase einer tatsächlich in dieser Richtung einschneidenden späteren Teilung, also eine Teilungsvorbereitung, kein Teilungsversuch; und weiterhin, daß das Wachstum der Spermatocyte bereits abgeschlossen sei, wenn die Längsspaltung einsetze. Während ich dem letzteren Einwand nach eigenen Erfahrungen nicht beistimmen kann, kann ich mich der Berechtigung des ersten Einwurfs nicht entziehen. Während aber Grégoire seine Einwände in gleichem Maße für Spermatogenese und Ovogenese gelten lassen will, scheint mir hier eine scharfe Unterscheidung geboten. Auch bei der Ovogenese ist in der Bildung der Tetraden zweifellos die Einleitung einer den Verhältnissen entsprechend modifizierten Teilung zu sehen; im Gegensatz zum Hoden folgt nun aber im Ovar auf die Teilungsvorbereitung nicht die Teilung, sondern sehr oft eine diffuse Verteilung des Kernchromatins. Hier müssen wir von einer abortiven Teilung der Zelle reden, auf deren Kosten wir das eigentliche Eiwachstum erklären können. Die gesamte Wachstumsperiode des Eis zerfällt nun aber in zwei zu trennende Abschnitte, zu denen auch Grégoire allerdings auf rein äußerlichem Weg kommt: einen einleitenden kürzeren, der auch im Hoden vorhanden ist, und zu dessen Deutung wir bis jetzt wenig sagen können, und einen abschließenden, viel beträchtlicheren, der durch die Unterdrückung der Reifeteilungen wohl zu erklären ist.

P. Buchner (München).

King, H. D. The Structure and Development of Bidder's Organ in *Bufo lentiginosus*. In: Jour. of Morph. Vol. XIX, pag. 439—465. 2 Taf. 1908.

Die Zellen, aus denen das Biddersche Organ sich differenziert, unterscheiden sich nicht von denen, die sich zu Ovocyten oder Spermatocyten entwickeln. Ihre Entwicklung ist bis zur centralen Verklumpung der Fäden (Synapsis) identisch mit der der Eier. Die Synapsis selbst gleicht mehr der der Spermatocyte. In der Folge aber tritt die Parallele mit dem Ovar wieder unverkennbar zu Tage, und besonders die schließliche Degeneration der Zellen des Bidderschen Organs ist sehr ähnlich der, die die Eizellen befällt, die nicht aus dem Ovar ausgestoßen werden.

Demzufolge verliert die alte Ansicht (Bidder, Leydig, Spengel), daß das Biddersche Organ ein degenerierter Hoden sei, sehr an Wahrscheinlichkeit. Nicht weniger unbefriedigend sind aber auch die andern Erklärungsmöglichkeiten. Die Deutung, daß in ihm ein Hinweis auf ein ursprünglicheres hermaphrodites Geschlechtsverhältnis zu sehen ist, steht nicht im Einklang mit der Tatsache, daß in beiden Geschlechtern die cytologische Entwicklung völlig die gleiche ist und nicht etwa beim Weibchen sich mehr Anklänge an Samenbildung finden. Eine andre ist die, daß der Ausgangspunkt im Weibchen Ovar, im Männchen Hoden war, daß aber die Entartung in beiden Fällen den gleichen, weiblichen Weg einschlage, weil er gewissermaßen der bequemere ist, der zu einem weniger hoch differenzierten Gebilde, als es das Spermatozoon ist, führt. Mit wenig Glück wird schließlich noch der Versuch gemacht, das rätselhafte Organ mit einer hypothetischen larvalen Geschlechtsdrüse (wie es die des *Axolotl* ist) in Beziehung zu bringen.

P. Buchner (München).

Matscheck, H. Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. In: Zool. Anzeiger. Bd. XXXIV, S. 42—54. 1909.

Die verschiedenen Formen biserialer Anordnung, in denen man bei Copepoden während der ersten Reifeteilung die Chromosomen bisher angetroffen hat, werden durch Zwischenformen in eine einheitliche Reihe gebracht. Zwischen die längsgespaltenen und quergekerbten, in zwei Ebenen liegenden Chromosomen der Cyklopiden und Harpaktiriden (die Syndeten Häckers) und die kleinen vierteiligen Ringe von *Diaptomus* fügen sich Funde an einigen Cyklopiden ein, bei denen die scheinbar ungespaltenen Syndetenpaare durch Auseinanderweichen und Abknicken der Syndeten eine Art Ring bilden. Bestätigt wird die Homologie der Gebilde durch die Beobachtung, daß vor der zweiten Teilung bei diesen Formen eine Längs- und Querspaltung auftritt, wie bei den echten Syndeten. Die auffallenden Viererkugeln schließlich, die vom Rath bei marinen Centropagiden beschrieb, werden durch *Heterocope*-Arten aus den Schwarzwaldseen an die zahlreichen, winzigen vierteiligen Ringe von *Diaptomus* angegliedert.

Bei der stets — entgegen den Angaben Lerats — im ausgetretenen Ei sich abspielenden ersten Reifeteilung werden die Syndeten getrennt bzw. die vierteiligen Ringe und Viererkugeln halbiert. Die Angabe Häckers, daß bei *Cyclops viridis* die erste Reifeteilung dem die Syndeten durchsetzenden Längsspalt folge, wird damit zurückgewiesen. Nach einer Drehung der Syn-

deten von 90° um ihre Längsachse teilt sie die nächste Teilung nach dem zweiten Längsspalt. Der Reifungsmodus wird also als ein bei allen Formen prinzipiell gleicher aufgefaßt.

Die niederen Chromosomenzahlen vieler Copepoden denkt der Verf. sich als die Folge der Unterdrückung eines Segmentierungsschrittes bzw. der Vereinigung mehrerer Chromosomen zu einem Ring, wie er bei *Diaptomus castor* gefunden wurde, oder der Rückbildung eines Chromosoms (Mikrochromosom).

P. Buchner (München).

King, H. D. The Oogenesis of Bufo lentiginosus. In: Jour. of Morph. Vol. XIX, pag. 369—438. 4 Taf. 1908.

Die jungen Ovocyten, deren Kern unverhältnismäßig groß ist, sind von kontinuierlichen, zarten Chromatinfäden durchsetzt. Ohne daß die Zelle wächst, drängen sich diese allmählich nach dem Centrum und führen einen dichten synaptischen Knäuel herbei, der durch wenige dünne Fäden mit der Kernmembran zusammenhängt. Bei der folgenden Auflockerung kommen nur um ein wenig dickere ungespaltene Fäden zum Vorschein. Erst wenn diese den ganzen Kernraum wieder erfüllen, setzt ein rapides Wachstum aller Teile der Zelle ein; einige Weile nach Beginn der Wachstumsperiode wird das Filament sukzessive längsgespalten. Von diesem Filament leiten sich direkt die nur schwer färberisch darzustellenden, aber stets vorhandenen Eichromosomen ab, ohne irgendwie Beziehungen mit Nukleolen einzugehen. Hier steht die Verf. in Gegensatz zu der Auffassung von Carnoy und Lebrun (Batrachier), Fick (*Axolotl*) und harmoniert mit den Bornschen Angaben über *Triton*.

Nukleolen finden sich bereits vor der Synapsis in wechselnder Zahl. Während dieser und in der Folge muß jedoch zum mindesten eine Vermehrung, wenn nicht eine völlige Neubildung stattfinden. Denn mit eintretendem Wachstum sind die Nukleolen größer und zahlreicher geworden. Auch ihre Struktur offenbart sich in der Folge als eine andre. Sie lösen sich — in einem Kern zu verschiedenen Zeiten — in ein Gerüst feiner chromatischer Fäden auf, in das erst die eigentlichen Nukleoli, die teils Karyosomen, teils Plasmosomen darstellen, eingebettet erscheinen. Diese nukleolaren Fäden lassen sich in der Folge von den immer dünner werdenden Chromosomenfäden leicht unterscheiden; Bouin scheint sie aber bei *Rana* mit den letzteren verwechselt zu haben und Carnoy und Lebrun sind im Irrtum, wenn sie sie als Produkte der Nukleolen im engeren Sinne aufgefaßt haben.

Eingehend wird das weitere Schicksal der Nukleolen und die Dotterbildung beschrieben.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Stevens, N. M. Further Studies on the Chromosomes of the Coleoptera. In: Jour. Exp. Zool. Vol. VI, pag. 101—113. 4 Taf. 1909.

Stevens hat wieder eine Anzahl Coleopteren auf ihre Spermatogenese hin untersucht, ohne daß sich das einheitliche Bild, das ihre früheren Arbeiten (05. 06. 08) entworfen haben, dadurch geändert hätte. Stets ist entweder ein unpaares oder ein ungleiches Paar Heterochromosomen vorhanden; zwei *Photinus*-Arten (Lampyridae) sind deshalb interessant, weil hier ausnahmsweise das unpaare Heterochromosom sich in der ersten Reifeteilung teilt, in der

zweiten dagegen ungeteilt bleibt, ein Verhalten, das bisher nur für einige Hemipteren bekannt war. Eine Elateride ist beachtenswert, weil das accessorische Chromosom in den Kernen der Wachstumsphase nicht wie gewöhnlich als kompakte Kugel erscheint, sondern in einem Plasmosom aufgeknäuelt liegt und so überaus an Vorkommnisse bei Orthopteren erinnert (*Orchesticus*, *Hiphidium*, *Locusta* u. a.). Bei einem etwas eingehenderen Studium dieser Periode ließe sich wohl auch bei den Coleopteren noch manches für das accessorische Chromosom bzw. die Diplosome Wichtige finden (Beziehung zum Bukett, zu Plasmosomen und ähnliches).

P. Buchner (München).

Pinney, Edith. Organization of the Chromosomes in *Phrynottetix magnus*. In: Kans. Univ. Scie. Bull. Vol. IV, pag. 309—316. 2 Taf. 1908.

Die merkwürdige Beobachtung einiger Autoren, daß zwischen den Spermatogonienteilungen vieler Orthopteren kein einheitliches Kernbläschen gebildet wird, sondern daß jedes Chromosom einen Teilkern bildet, wird auch an *Phrynottetix* gemacht; wie dies schon Otte angegeben, bleiben hierbei die Chromosomen auch im aktiven, aufgelösten Zustand zwischen den Teilungen getrennt. Neu sind die genaueren Angaben, wie sich das körnige Chromatin vor der Chromosomenbildung allmählich spiralig an der Membran anordnet, durch Verdichtung das Aussehen von Haarlocken bekommt und wie diese dann in die relativ gedrungenen Chromosomen der Äquatorialplatten übergehen. Die gleiche Entwicklung macht das accessorische Chromosom, nur etwas nachschleppend, mit. Neu ist ferner die interessante Beobachtung, daß bei der Telophase an den polaren Enden der Chromosomenbläschen, also genau an der Stelle, an der die Spindelfasern ansetzen, je ein centriolähnlicher Körper kompakt bleibt. Dieser läßt sich bis in die Enden der nächsten Chromosomengeneration verfolgen, scheint also ein nur durch Teilung sich fortpflanzendes Organell der Zelle zu sein, das jedes Chromosom polar differenziert und den Ansatz der Fasern ein für allemal bestimmt. Die Verf. sucht nun weiterhin eine Permanenz dieser Körper bis in die Spermatiden hinein nachzuweisen. Bis zum Bukettstadium besteht eine Lücke, die sich wohl auch nur schwer ausfüllen lassen dürfte. Im Bukettstadium selbst nun finden sich an den polaren Ansatzpunkten der end to end konjugierten Schleifen wieder kleine dichte Chromatinpartikelchen, die mit diesen identisch sein sollen. Der Ref. kennt hier diese Körper aus eigener Anschauung und hat sie stets sehr variabel gefunden, an vielen Zellen überhaupt vermißt. Als feststehend kann hier die Deutung Pinneys auf keinen Fall angesehen werden, zumal die andre Erklärungsmöglichkeit, diese polaren Verdichtungen als eine Begleiterscheinung der Abströmung aufzufassen, die sich in jenen Stadien von den einzelnen Schleifen ins Plasma erstreckt (Mitochondrienkappe!), nicht minder naheliegt. Merkwürdig sind allerdings die scharf abgesetzten Punkte, die sich an den Tetradenfiguren bei Pinney wiederfinden, die auch noch in unscheinbaren Granulationen der zweiten Spermatocyten und Spermatiden die »polar granules« wiederfindet.

Zum Schluß noch ein Wort über Fig. 19, Pl. 23. Die beiden gleichgroßen mit E.-H. geschwärzten Körper sind von der Verf. wohl sicher falsch verstanden worden. Nach Wassilieffs und meinen eigenen Erfahrungen an *Blatta*, *Oedipoda*, *Pezotettix* ist nur einer der beiden auf diesem Stadium chromatisch, während

der andre, aus nukleolarer Grundsubstanz bestehend, einen erschöpften Rest des Teils des accessorischen Chromosoms darstellt, dessen Geschichte der Verf. entgangen ist.

P. Buchner (München).

Nowlin, N. The Chromosome Complex of *Melanoplus bivittatus Say*. In: Kansas Univ. Scie. Bull. Vol. IV, pag. 265—271. 2 Taf. 1908.

Die 23 Chromosomen von *Melanoplus* (Akridier) lassen sich der Größe nach in eine allmählich aufsteigende Reihe einordnen. Solche Reihen wurden von einer Anzahl von ersten Reifeteilungen untereinandergezeichnet und dabei eine Konstanz der einzelnen Größen in verschiedenen Mitosen konstatiert; mit Sicherheit gelang dies allerdings nur bei einigen Sorten, so bei dem letzten, dem allerkleinsten, dann bei dem accessorischen Chromosom, bei einem ringförmigen(?) und bei dem größten. Die übrigen wurden, so gut es ging, dazwischen eingeordnet, so daß man, wenn auch die Tafel in ihrer Gesamtheit etwas Überzeugendes hat, in den Details oft andrer Ansicht sein kann als die Verf.

Im Anschluß an Mc Clung (05) sieht Nowlin in der ersten Reifeteilung eine Längsteilung der Chromosomen, eine quere in der zweiten. Schon die Tatsache, daß das Verhalten des accessorischen Chromosoms, das ja in der zweiten Teilung längsgespalten wird, gar nicht zu dieser Auffassung paßt, mahnt zur Vorsicht bei ihrer Annahme. Im übrigen sei bezüglich der Widerlegung der Mc Clungschen Darstellung auf die in diesem Archiv erschienene Arbeit des Ref. über Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren verwiesen.

P. Buchner (München).

Robertson, W. R. B. The Chromosome Complex of *Syrbula admirabilis* In: Kans. Univ. Scie. Bull. Vol. IV, pag. 275—305. 5 Taf. 1908.

Wie alle Akridier besitzt *Syrbula* 23 Chromosomen, unter denen ein accessorisches ist. Die übrigen 22 werden zu gleichen Paaren gruppiert. Innerhalb verschiedener Mitosen sind diese Größen stets die gleichen. Um dies zu beweisen, hat der Verf. die Chromosomen von 31 Äquatorialplatten der Reihe nach geordnet untereinandergezeichnet, wie Miss Nowlin. Wie bei ihr sind die Tafeln im großen und ganzen überzeugend, aber der Umstand, daß die Chromosomen in verschiedenen Momenten und Formen des Auseinanderweichens in eine Ebene projiziert gezeichnet sind, bringt die Beweiskraft an vielen Stellen recht ins Wanken. — Zwischen den Vermehrungsteilungen liegt das accessorische Chromosom aufgelöst in einem eigenen Bläschen, nach der letzten bleibt es kompakt am Rande liegen. Nie zeigt es Spuren einer bivalenten Struktur, wie sie Montgomery an einer andern *Syrbula*-Art beobachtete. Seine Verteilung wie gewöhnlich. Außerdem finden sich schon in den Spermatogonien regelmäßig zwei Nukleolen; im ersten Teil der Wachstumsperiode sind sie getrennt erhalten, im mittleren und letzten sind sie zu einem großen verschmolzen zu beobachten. Dieser verblaßt und verschwindet.

Die Reduktion wird nach der Auffassung Mc Clungs geschildert. Konjugation end to end. Während der ersten Reifeteilung verändert jede Tetrade ihre Achse. Die Kreuzfiguren werden als Übergänge angesehen von Tetraden,

die senkrecht zu den Spindelfasern liegen, zu solchen, die parallel zu ihnen liegen. Die erste Reifungsteilung ist folglich eine Längsspaltung. Die Dyaden der zweiten Reifeteilung stellen also noch immer Paare homologer Chromosomen dar und werden erst in dieser Teilung voneinander getrennt.

P. Buchner (München).

Morgan, T. H. The Production of two kinds of Spermatozoa in Phylloxerans-Functional »Female Producing« and Rudimentary Spermatozoa. In: Proc. Soc. for Exp. Biol. and Med. Vol. V, 1908.

Stevens, N. M. An unpaired Heterochromosome in the Aphids. In: Jour. Exp. Zool. Vol. VI, pag. 115—123. 2 Taf. 1909.

Morgan fand in der ersten Spermatocytenteilung von *Phylloxera* drei Chromosomen. Zwei von ihnen werden auf beide Tochterzellen verteilt, das dritte »peculiar lagging chromosome« gelangt nur in eine Zelle — das bekannte Schema der Heterochromosomenverteilung. Während diese aber sonst zu zwei Spermatozoensorten führt, degeneriert bei *Phylloxera* die chromosomen- und plasmaärmere Spermatocyte zweiter Ordnung, und jedes Spermatozoon besitzt das Heterochromosom. Da Morgan in den somatischen Zellen der weiblichen Tiere sechs Chromosomen zählte, in denen der männlichen nur fünf, so müssen der Theorie zufolge die so gebildeten Spermien lauter Weibchen erzeugen.

Stevens, die zwar das fragliche Element bei ihren bisherigen Aphidenarbeiten (05, 06) beobachtet hatte, nahm bisher an, daß es sich auf beide Zellen verteile und deshalb nicht als Heterochromosom anzusehen sei. Morgans Angaben haben eine Nachprüfung veranlaßt und zu einer Änderung der Stevensschen Resultate geführt. Auch bei den verschiedenen von Stevens untersuchten, aber systematisch nicht festgelegten Aphiden wandert das nachschleppende Chromosom, das sich schon völlig geteilt hatte, im letzten Augenblick — mannigfach variiert — völlig in eine Zelle, während die andre degeneriert.

P. Buchner (München).

Stevens, N. M. The Chromosomes in *Diabrotica vittata*, *Diabrotica soror* and *Diabrotica 12-punctata*. A Contribution of the Literature on Heterochromosomes and Sex-determination. In: Jour. Exp. Zool Vol. V, pag. 453—469. 3 Taf. 1908.

Alle untersuchten *Diabrotica*-Arten (Coleoptera), haben, wie sonst nur wenige Käfer (Lampyriden und Elateriden), ein accessorisches Chromosom, das in der ersten Reifeteilung ungeteilt bleibt, in der zweiten geteilt wird. *D. vittata* (21 Chromosomen) unterliegt diesem Schema ohne jede Variation, die beiden andern Arten variieren. 50% besitzen acht Paar Autosome und ein Monosom. In den übrigen Tieren finden sich dazu noch 1—4 individuell konstante »supernumerary chromosomes«, die wie das Monosom in der Wachstumsperiode kompakt bleiben und nur in einer der beiden Teilungen geteilt werden. Es entstehen so eine Menge Spermatozoensorten. Irgendwelche somatische Unterschiede, die den chromatischen entsprächen, konnten bis jetzt nicht gefunden werden. Es ließ sich lediglich die interessante Tatsache feststellen, daß die

Zahlen der Variation für beide, geographisch weit entfernte Arten ganz die gleichen sind. Von 100 Tieren besitzen kein überzähliges Chromosom 48 (51) Individuen. eines 33 (35), zwei 15 (11), drei 3 (2), eines 1 (1).

Die Aufrechterhaltung der Wilson-Stevenschen Geschlechtsbestimmungstheorie der Heterochromosome macht für die Verf. natürlich eine scharfe Trennung zwischen dem Monosom und den überzähligen Chromosomen nötig. Nur ersteres bestimmt das (weibliche) Geschlecht. Die Bedeutung der letzteren bleibt dunkel. Für eine enge Beziehung beider Dinge spricht aber, daß bei *Metapodius*, wo Wilson, von dem auch der Name stammt, entsprechende Gebilde fand, die sich oft mit dem Idiochromosom vereinen, und spricht bei *Diabrotica* einmal der Umstand, daß das Monosom rund ist, wenn überzählige Chromosomen fehlen, länglich, wenn sie vorhanden sind, und ferner, daß diese in der Wachstumsperiode unmittelbar um das Monosom liegen. Daß es sich um verschiedene Zerfallsstadien des letzteren handelt, erscheint ziemlich ausgeschlossen, wenn man das Verhalten der Körper in den Mitosen bedenkt, man müßte denn in dem Monosom ein Sammelchromosom mit fünf Einheiten sehen. — Vielleicht bringen die versprochenen systematischen Sammlungen und Experimente hier interessante Aufschlüsse.

P. Buchner (München).

Mc Clung, C. E. The Spermatogenesis of *Hiphidium fasciatum*. In: Kans. Univ. Sci. Bull. Vol. IV, pag. 255—262. 1 Taf. 1908.

Das von Mc Clung schon einmal flüchtig untersuchte Objekt wird, obwohl es wenig günstig ist, noch einmal nachgeprüft und dabei manche Lücke der bisherigen Darstellung ausgefüllt. Das so resultierende Bild ist das für die Heuschrecken typische, wenn man davon absieht, daß die erste Reifeteilung keinen Schluß auf die Teilungsrichtung zuließ. Die zweite Teilung ist eine unzweifelhafte Längsteilung. Das Monosom verhält sich wie immer. Der einzigen Angabe Ottes, daß es in der zweiten Reifeteilung nicht längsgespalten, sondern transversal geteilt wird, tritt Mc Clung — wohl sicher mit Recht — entgegen. Der Spalt, den Otte durch Zusammenklappen zweier Schenkel entstehen läßt, stellt vielmehr einen echten Längsspalt dar.

P. Buchner (München).

Davis, H. S. Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae. In: Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. LIII, pag. 57—158. 9 Taf. 1908.

Die Art der Reduktion wird in Übereinstimmung mit einem Teil der früheren diesbezüglichen Arbeiten derart geschildert, daß in der Spermatocyte die Chromosomen end to end konjugieren, daß auf ein Spirem eine polare Orientierung der Schleifen folgt, während der die Fäden derart längsgespalten werden, daß die Chromiolen beider Spalthälften sich entsprechen, daß die erste Reifeteilung durch den Querspalt geht, also reduziert, die zweite dagegen als längsspaltende Äquationsteilung zu betrachten ist. Auch der Ref. ist in einer Studie über die Geschlechtszellen der Orthopteren zu diesem Resultat gelangt und hat beim Studium der Literatur die Überzeugung gewonnen, daß wir hierin das für alle Orthopteren geltende Schema zu sehen haben. — Davis gruppiert in den Spermatogonien nach dem Vorgang Suttons, Ottes u. a. die Autosome in gleichgroße Paare. Eine gewisse Beweiskraft ist den Bildern, die dies be-

stätigen sollen, nicht abzusprechen, doch macht die Seriierung besonders der größeren Chromosome oft einen recht willkürlichen Eindruck. Die homologen Chromosomen sind es natürlich auch, welche konjugieren, und in den Tetraden der Äquatorialplatte sind Größenabstufungen zu beobachten, die den Differenzen der Paare im Spermatogonium entsprechen. Die Erscheinung, daß hier bei Orthopteren die Chromosomen zwischen den Teilungen eine gewisse Selbständigkeit bewahren, indem sie ein eigenes Chromosomenbläschen zu bilden vermögen, innerhalb dem sie mehr oder minder körnig zerfallen, konstatierte auch der Verf.

Durchweg findet sich neben den Autosomen ein Heterochromosom vom Typns des Monosoms, also ein Körper, der die Zahl der Chromosomen ungerade macht, der in den Ruhestadien der Zelle kompakt bleibt, in der ersten Reifeteilung ungeteilt in eine Spermatocyte geht, in der zweiten auf beide Tochterzellen — wahrscheinlich äquationell — verteilt wird. Die Angabe von Wilson und Stevens, daß im Ovar zwei gewöhnliche Chromosomen entsprechen, wird bestätigt. Eine äußere Differenz der Spermien konnte so wenig wie von früheren Untersuchern aufgedeckt werden.

So verdienstlich eine möglichst breite Fundierung des Reduktionsschemas für einzelne in sich geschlossene Gruppen durch die Untersuchung vieler Arten auch sein mag (für Coleopteren und Orthopteren sind wir nun wohl soweit), so bringt die Arbeit doch bis hierher wenig Neues. Wertvoller wird sie durch spezielle Befunde am accessorischen Chromosom. Die ursprüngliche Vorstellung von der nukleolenartigen Starrheit desselben während der Vorgänge der Konjugation und der Tetradenbildung muß den Davisschen Beobachtungen gegenüber der Ansicht Platz machen, daß sich an ihm Vorgänge abspielen, die als eine allerdings sehr unterdrückte Wiederholung derjenigen anzusehen sind, die die Autosome durchmachen. Im gleichen Sinne sprachen bereits Wassiliefs Funde an *Blatta* (1906), die Davis merkwürdigerweise entgangen sind; der Autor glaubt infolgedessen auch als erster die polare Orientierung des fadenförmig verlängerten accessorischen Chromosoms im Bukettstadium zu beschreiben. Der Körper wird hierbei vacuolisiert. Häufig sind zwei Körper an seiner Stelle zu finden (Bivalenz des »Monosoms«?), unter Umständen spaltet sich ein fadenförmig ausgezogener Teil des Chromosoms sogar längs!

Den Zeitpunkt einer Erklärung der Heterochromosomen hält der Verf. noch nicht für gegeben und nimmt auch der Geschlechtsbestimmungstheorie gegenüber eine reservierte Stellung ein.

P. Buchner (München).

Wilson, E. B. Studies on Chromosomes. V. The Chromosomes of Metapodius, a Contribution to the Hypothesis of the Genetic Continuity of Chromosomes. In: Jour. Exp. Zool. Vol. VI. pag. 147—205. 13 Fig. 1 Taf. 1909.

Die interessante Arbeit gilt den »überzähligen Chromosomen«, wie sie Wilson bereits für das gleiche Objekt, wenn auch lückenhaft, geschildert hat und wie sie von Stevens 1908 bei *Diabrotica*-Arten in ganz ähnlicher Weise beschrieben wurden.

Bei *Metapodius* ist zwar die Chromosomenzahl innerhalb eines Individuums konstant, die Individuen aber weisen beträchtliche Schwankungen auf. Es wurden 21—27 (28) Chromosomen gezählt. Die Zahl 21 trat allerdings nur in zwei männlichen, von Montgomery gesammelten Tieren auf. Die Zahlen sind völlig un-

abhängig von Geschlecht und Fundort, von Größe oder Zeichnung der Tiere. Ihre Variation erstreckt sich jedoch nur auf eine bestimmte Chromosomensorte. Als Ausgangspunkt für die im ersten Augenblick verwirrende Fülle von Möglichkeiten sieht der Verf. den 22-Chromosomenfall an. Diese Tiere besitzen neben zehn Autosomen im Hoden ein großes und ein kleines Idiochromosom, im Ovar an deren Stelle zwei gleichgroße Chromosome (von der Größe des größeren im Hoden). Nach dem schon oft beschriebenen Schema geht die Teilung vor sich. Jedes Spermatozoon enthält elf Chromosome, 50% unter diesen das kleine, 50% das große Idiochromosom.

Bei den 21-Chromosomentieren ist das kleine Idiochromosom eliminiert worden. Ein Heterochromosom vom Typus des accessorischen ist geblieben und in der Hälfte des Spermatozoen enthalten, die andre besitzt nur zehn Autosome.

Die Formen mit mehr als 22 Chromosomen besitzen »überzählige Chromosomen«, kleine Chromosomen, die sich in jeder Hinsicht wie Idiochromosome verhalten und wohl auch nichts andres sind als diese. Sie bleiben in der Wachstumsperiode, wie vorher in den Spermatogonien, kompakt und bilden meist zusammen mit den Idiochromosomen einen je nach der Zahl der verschmolzenen Chromosomen verschieden großen »compound chromosome-nucleolus«. Unter Umständen läßt sich dann hier die Zahl nicht mit Sicherheit feststellen. Die erste Reifeteilung teilt sie wie einwertige Körper. In der zweiten sind sie gewöhnlich wieder verbunden mit den Idiochromosomen zu finden. Die Verteilung geht jedoch völlig wahllos vor sich. Außer den zehn Autosomen und einem Idiochromosom kann eine beliebige Zahl überzähliger Chromosomen in eine Spermatide gelangen.

Das gelegentliche Vorkommen der doppelten Chromosomenzahl in Spermatogonien und Spermatocyten wird auf unvollkommene Teilungen zurückgeführt. Eine andre Möglichkeit ist die, daß die erste Reifeteilung nicht die Zahl an überzähligen Chromosomen enthält, die die Spermatogonien des Tieres erwarten ließe, sondern eines (oder wohl auch einige) weniger. Wilson neigt zur Deutung, daß dieses Chromosom während der Wachstumsperiode tatsächlich, wahrscheinlich auf dem Wege der Degeneration verschwunden, ist; wir hätten hier also das gleiche vor uns, was Wassilieff bei *Blatta* beschrieben hat, wo ein Teil des accessorischen Chromosoms sich während der verschiedenen Phasen seiner Elimination ins Plasma wirklich beobachten ließ, vorausgesetzt, daß man die Ansicht des Referenten teilt, daß das Monosom als bivalent anzusehen ist.

Wie verhalten sich nun diese Tatsachen zu der Theorie von der geschlechtsbestimmenden Funktion der Idiochromosome? Zunächst lassen sie eine Auffassung zurückweisen, der gegenüber Wilson sich schon immer ablehnend verhalten hat, nämlich, daß es allein verschiedene Chromatinquantitäten sind, die das Geschlecht entscheiden. Sprachen gegen diese Ansicht schon die Fälle *Nezara* und *Oncopeltus*, bei denen die Volumina der Idiochromosomen der Männchen den entsprechenden Chromosomen des Ovars gleichen, so ist dies hier, wo die Chromatinquantität der Spermatozoen in so hohem Maße schwankt, noch mehr der Fall. Die Chromosomenzahl kann unmöglich eine Rolle bei der Geschlechtsbestimmung spielen. Wilson sucht nun seine bisherige Ansicht von einer spezifischen sexuellen Aktivität der Idiochromosomen auch gegenüber den neuen Tatsachen aufrecht zu halten, indem er diese nur dem ursprünglichen Idiochromosomenpaar zuschreibt und den überzähligen Chromosomen hierbei jede Bedeutung abspricht. Bei der unzweifelhaften Verwandtschaft, ja wahrschein-

lichen Identität beider Chromosomensorten, wie sie Wilson selbst anerkennen muß, erscheint diese Rettung der Theorie allerdings etwas gezwungen.

Was den Ursprung der Idiochromosome betrifft, so hat Wilson bisher die seinen Beobachtungen völlig entsprechende Ansicht vertreten, daß die allmähliche Verkleinerung und endliche Elimination eines Chromosoms die ungleichen Paare bzw. das Vorhandensein eines accessorischen Chromosoms im Gefolge hat. Zu dieser Möglichkeit, an der auch jetzt noch festzuhalten ist, hat der Fall *Metapodius* eine zweite gefügt. Eine der vielen Variationen, die sich an diesem Objekt abspielen, besteht in folgendem: In einem 22-Chromosomenhoden (20 Autosome, 1 ungleiches Paar Idiochromosome) wandern in der zweiten Reifeteilung beide Idiochromosomen in eine Tochterzelle. Die Folge ist, daß Spermien mit 10 Autosomen einerseits und solche mit 10 Autosomen + 2 Idiochromosomen andrerseits entstehen. Vorausgesetzt nun, daß beide Sorten befruchtungsfähig sind — und es spricht nichts dagegen — und es werden reife Eier mit 11 Chromosomen befruchtet, so werden erzeugt erstens Tiere mit 21 Chromosomen (20 Autosome + 1 großes Idiochromosom des ♀), die völlig dem Material von Montgomery entsprechen, und zweitens Tiere mit 23 Chromosomen (20 Autososome + 1 großes Idiochromosom vom ♀ + 2 ungleiche Idiochromosome vom ♂). Damit ist aber der Fall mit einem überzähligen Chromosomen gegeben. — Da bei diesen letzteren Tieren die beiden großen Chromosomen zusammenkommen, würde dies nach der Theorie Weibchen zur Folge haben. Deren Eier enthalten nach der Reifung teils 11, teils 12 Chromosomen. Es braucht nun nur ein 12-Chromosomenspermium mit einem 12-Chromosomenei zu verschmelzen und die Nachkommen besitzen zwei überzählige Chromosomen. In gleicher Weise kann die Zahl derselben in einer Rasse natürlich beliebig steigen.

Zum Schluß nützt Wilson die hier sich reichlich für die Individualitätshypothese der Chromosomen bietenden Tatsachen zu deren Gunsten aus und tritt an ihrer Hand besonders der Fickschen Manövrierhypothese entgegen.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Wilson, Edm. B. Studies on Chromosomes. IV. The »Accessory« Chromosome in *Syromastes* and *Pyrrochoris* with a comparative Review of the Types of sexual differences of the Chromosome Groups. In: Jour. Exp. Zool. Vol. VI. pag. 69—99. 2 Taf. 1909.

—— The female Chromosome Groups in *Syromastes* and *Pyrrochoris*. In: Biol. Bull. Marit. Biol. Labor. Vol. XVI. pag. 209—124. 1909.

Gross hat in seinen Untersuchungen über die Spermatogenese von *Pyrrochoris* und *Syromastes* (1904, 1907) entgegen der Wilsonschen Auffassung von der geschlechtsbestimmenden Kraft der Heterochromosome, die sich bekanntlich auf Zahlen- und Größenverhältnisse stützt, die Ansicht geäußert, daß nur Spermien mit dem Heterochromosom befruchtungsfähig sind (wie Wallace 1905) und daß die andre Hälfte den Richtungskörpern der Eireifung gleichzustellen sei. Wie Wilson, führt er hierfür seine zahlenmäßigen Befunde an. Er findet nämlich im Ovar und im Hoden die gleiche Zahl — 24 bei *Pyrrochoris*, 22 bei *Syromastes*.

Wilson wird nun durch die vorliegende Nachprüfung zu andern Resnltaten geführt. Beide Tiere repräsentieren nach ihm überhaupt verschiedene Typen; während der von *Syromastes* neu zu sein scheint, gleichen die Verhältnisse bei *Pyrrochoris* denen bei *Anasa* und *Protenor*, indem er im Hoden statt 24 nur 23 zählt, mit andern Worten, die Bivalenz des Heterochromosoms, wie sie Gross durch klare Bilder belegt, nicht anerkennt. Bei Gross trennt die erste Reifeteilung zwei Idiochromosome, die in der zweiten ungeteilt bleiben. bei Wilson ist die erste Reifeteilnng die Äquationsteilung eines univalenten Körpers, der in der zweiten ebenfalls nur nach einem Pol wandert. Gross belegt seine Auffassung durch eindeutige Abbildungen, Wilson durch Photogramme. Es erscheint dem Referenten unmöglich, sich hier ohne Kenntnis des Objekts zu entscheiden, es sei nur darauf hingewiesen, daß es bei der Variationsfähigkeit der Heterochromosomen bei ein und demselben Objekt *Forficula*, »überzählige Chromosomen«, *Anasa*?) auch keineswegs ausgeschlossen ist, daß beide Autoren recht haben, und daß es auf keinen Fall angängig ist, eine Theorie wie die Wilsonsche als Grund gegen die bisherigen *Pyrrochoris*-Angaben anzuführen.

Was *Syromastes* betrifft, so bestätigt Wilson die Beobachtungen von Gross, daß die Spermatogonienzahl 22 ist, daß das »accessorische Chromosom« aus zwei Chromosomen sich zusammensetzt, die in den Spermatogonien getrennt sind, in den Spermatocyten nebeneinanderliegen und in der ersten Reifungsteilung äquationell geteilt werden, in der zweiten Reifeteilung ungeteilt zu einem Pol gehen. Im Ovar aber zählt Wilson im Gegensatz zu Gross 24 Chromosomen, unter denen er mit der bekannten Gewandtheit, entsprechend dem eine kleine Größendifferenz aufweisenden Paar im Hoden, je zwei unter sich gleichgroße, sonst mit den Größenunterschieden der »Homologa« des Hodens korrespondierende Chromosome findet. Von diesen nimmt er an, daß ein J und i bei der Reifung im Ovar bleibt. Den Eiern mit $\frac{n}{2} + Ji$ stehen aber Spermien mit $\frac{n}{2}$ und $\frac{n}{2} + Ji$ gegenüber, so daß die Theorie stimmt.

Während in »Study 4« Wilson die beiden Chromosomen im *Syromastes*-Hoden für homolog einem Idiochromosomenpaar mit ungleichen Komponenten hält, machen ihn Morgans Angaben über *Phylloxera*-Arten und die Paynesche bzw. *Fitschia* und andre Spezies (siehe Ref.) geneigt anzunehmen, daß bei S. das Chromosomenpaar ursprünglich ein Heterochromosom war, das sich sekundär in zwei Teile geteilt hat, in den Reifeteilungen noch als ein Chromosom funktioniert und zur Geschlechtsbestimmung noch die alten ursprünglichen Beziehungen besitzt.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Tannreuther, Geo. W. Observations on the Germ Cells of *Hydra*. In: Biol. Bull. Mar. Biol. Labor. Vol. XVI. pag. 205—209. 1909.

Die Eier lassen sich, wenn auch von einer Keimbahn keine Rede sein kann, doch sehr früh von den interstitiellen Zellen des Ektoderms unterscheiden. — Die beiden Reifeteilungen der Spermatocyten erfolgen ohne Teilung des Plasmaleibes, so daß sich die vier Spermien, die in gleicher Weise funktionsfähig sind, in einer intakten Mutterzelle ausbilden.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Beckwith, Cora Jipson. Preliminary Report to the early History of the Egg and Embryo of certain Hydroids. In: Biol. Bull. Mar. Biol. Labor. Vol. XVI. pag. 183—187. 3 Taf. 1909.

Reifung und Befruchtung verläuft bei den untersuchten Hydroiden (*Pennaria* und *Clava*) völlig normal. Die von vornherein höchst unwahrscheinlichen Angaben Hargitts über die gleichen Objekte (1904, 1906) von einer Kernbildung de novo und amitotischen Teilungen erwiesen sich als falsch. Entweder lag ihm pathologisches Material vor oder es wurden die Karyomeriten verkannt.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Hesse, Edmond. Quelques particularités de la spermatogenèse chez les Oligochètes. In: Arch. Zool. exp. IV. Sér. Tom. X. p. 411—446. 2 pl. 1909.

Die Spermatogenese von *Lumbricus* hat bereits so viele Bearbeiter gefunden, daß von einer erneuten Untersuchung von vornherein wenig Neues zu erwarten war. Auffallend ist die Tatsache, daß die Zellen nach der letzten Spermatogonienteilung nicht wie sonst eine Wachstumsperiode durchmachen. Über die Synapsis und die Reifeteilungen erlaubt das ungünstige Objekt keine eingehenden Beobachtungen. Im Blastophor, der die Geschlechtszellen wie die Beeren einer Traube zusammenhält, finden sich im Gegensatz zu Angaben von Depdolla keine Kerne, er wird vielmehr gebildet, indem bei jeder Mitose eine Portion Plasma nach dem Centrum gedrängt wird. Bei der Histogenese der Spermien macht der Kern eine Metamerisation durch, die ihn rosenkranzförmig erscheinen läßt, das Idiozom liefert nicht, wie gewöhnlich, das Spitzenstück, sondern bildet am Ansatzpunkt des Schwanzes, zusammen mit einem Teil der Mitochondrien den merkwürdigen, bläschenförmigen Außenkörper, den schon Depdolla (1906) beschrieben. In der Folge beteiligt er sich am Aufbau des Mittelstücks, an dem außerdem noch die übrigen nicht abgestreiften Mitochondrien Anteil haben.

Von Interesse sind schließlich hin und wieder bei *Pheretima* zur Beobachtung gelangende Zwergformen, die sich auf sehr kleine und auffallend chromatinarme, aber mitochondrienreiche Spermatogonien und Spermatocyten zurückführen lassen; als reife Spermien wurden sie nie gefunden. Es scheint, daß sie alle durch Phagocyten ein Ende finden.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Häcker, Val. Über die Chromosomenbildung der Aulacanthiden. Zur Kritik der Hypothese von der Parallelkonjugation. In: Zool. Anz. Bd. XXXIV. pag. 35—42. 6 Fig. 1909.

Die Kerne der zweikapseligen Aulacanthiden (*Auloceras*, *Aulographis*) bereiten sich wie die von *Oroscena* heterochron zur Teilung vor. Die infolgedessen in einem Kern in allen Übergängen vorhandenen Stadien gestatten eine lückenlose Seriierung der Bilder. Ungespaltene, schraubenförmig gedrehte Fäden werden durch Längsspaltung und Auseinanderweichen der Teilfäden zu Doppelschrauben, die den Strepsinemen der Metazoen völlig gleichen. Allmähliche Verkürzung liefert die 8- und Ringfiguren der Metazoen und schließlich die gespaltenen Chromosomen der Mitose. An Amphibien erinnern lebhaft die bei der Telophase auftretenden letzten Chromosomenspuren im Grundplasma des Kerns.

Obwohl nun HÄCKER diese Vorgänge bei mehreren aufeinanderfolgenden Teilungen beobachtete und nicht die Ansicht BORGERTS teilt, daß es sich hier um Reduktionsteilungen handelt, glaubte er doch — in Anbetracht der großen Ähnlichkeit mit diakinetischen Teilungen — in dem Bildungsmodus des Längsspaltes ein Argument gegen die Hypothese der parallelen Konjugation sehen zu dürfen.

P. Buchner (München).

PROWAZEK, S. VON. Studien zur Biologie der Zellen. In: Biol. Centralbl. Bd. XXVIII. S. 782—790. 1908.

Ciliaten und Seeigeleier wurden mit lipoidlöslichen Substanzen behandelt; im Gegensatz zur bisherigen Annahme stellte sich heraus, daß eine reine Lipoidschicht nur selten die Zellen nach außen begrenzt (auch bei Amöben nicht), daß die Pellicula und ähnliche Differenzierungen zwar meist lipoidhaltig sind, im allgemeinen aber einen viel komplizierteren Aufbau besitzen. Reich an Lipoiden stellt sich das Plasma dar. Hier sind sie die »Träger der Morphe ersten Grades«, da sie durch eine Art Verschäumung der Eiweißstoffe die innere Strukturspannung des Plasmas hervorrufen. Als Formbildner zweiten Grades sind dann die fibrillären Bildungen der Pellicula, Achsenfäden, Randfäden undulierender Membranen und ähnliches aufzufassen. Da neben andern Untersuchungen besonders die an Trypanosomen einen engen Zusammenhang solcher stützender Strukturen mit Karyosomen, Centriolen, Blepharoblasten usw., also mit Kernderivaten feststellten, ist der Träger der Morphe zweiten Grades der Kern.

Bemerkungen über die Frage nach der Existenz einer Kernmembran, über Chininwirkung auf Infusorien und über Teilungsorganoide der Zelle schließen die Arbeit.

P. Buchner (München).

BABKIN, B. P., RUBASCHKIN, W. J., SSAWITSCH, W. W. Über die morphologischen Veränderungen der Pankreaszellen unter der Einwirkung verschiedenartiger Reize. In: Arch. mikr. Anat. Bd. 74, S. 68—104. 3 Taf. 1909.

Entsprechend den physiologischen Unterschieden in der Sekretion auf Säure- und auf Nervenreizung haben die Verf. morphologische Differenzen aufgedeckt. Der erste Typus der Sekretion, der physiologisch durch reiche Absonderung eines flüssigen, an Fermenten und Eiweiß armen Saftes charakterisiert ist, stellt sich morphologisch dar als eine nur unbedeutende Verringerung der Sekretgranula, die unverändert in den Ausführungsgang gelangen. Die Sekretion auf Reizung des N. vagus hin produziert spärlichen, dicken, ferment- und eiweißreichen Saft. Die mikroskopischen Präparate lehren, daß hier eine beträchtliche Verarmung der Zellen an zymogenen Körnern parallel geht. Die Granula erleiden hier entweder jedes als solches oder nach Zusammentritt zu verschiedengroßen Tropfen in der Zelle chemische Veränderungen, nach deren Ablauf sie erst in den Sammelkanal treten, dessen Inhalt auf diese Weise andre chemische Eigenschaften bekommen hat als im ersten Fall.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Cl. Regaud et J. Mawas. Ergastoplasme et Mitochondries dans les cellules de la glande sous-maxillaire de l'homme. Compt. rend. Soc. Biol. pag. 401—403. 1909.

Die Verfasser kamen zur Anschauung, daß Mitochondrien und Ergastoplasma (Basalfilamente) völlig verschiedene Bildungen seien, verschieden durch Form, Lage, chemisches Verhalten. Beide können nebeneinander in der Zelle vorkommen, oder die Basalfilamente fehlen (Ausführungsgänge). Die chromatische Natur der Mitochondrien wird sehr entschieden in Abrede gestellt, vom Ergastoplasma glauben die Verfasser jedoch, daß es mit dem Kernchromatin gemeinsame Eigenschaften habe. Es bestehe aus einer plasmatischen Grundlage, in die Chromatin oder eine diesem nahe verwandte Substanz eingebettet ist.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Heiberg, K. A. Über die Erklärung einer Verschiedenheit der Krebszellen von andern Zellen. In: Nordiskt Medicinskt Arkiv. Abt. II. 1. pag. 1—20. 1908.

Die schon oft betonte Kernvergrößerung der Karzinomzellen wird durch eindeutige Messungen bestätigt. Die Erklärung dieser Tatsache als eine Annäherung an embryonale Zellformen wird zurückgewiesen, vor allem an der Hand einer interessanten Tabelle, die die Kerngröße neugeborener Mäuse mit denen ausgewachsener vergleicht und zu dem Resultat kommt, daß die Kerne der ersteren der absoluten Größe nach beträchtlich kleiner sind als die der letzteren. Heiberg sucht nun die Ursache der Kernvergrößerung der Geschwülste in einer Steigerung ihrer Funktion. So, wie man zum Beispiel ein beträchtliches Schwanken der Pankreaskerngrößen bei verschiedener Kost mit einer entsprechend verschiedenen Fermentbildung begründet hat, bringt der Verf. Kernvergrößerung und sekretorische Tätigkeit des Karzinoms in Verbindung. An den Krebsstämmen Jensens will er den experimentellen Nachweis führen, ob eine Zuführung von Stoffen verschiedener Art einen Unterschied in der Kerngröße des Krebses zur Folge hat. — Es ist hier nicht der Ort, die Stellung dieser Auffassung zu den übrigen Karzinomtheorien zu diskutieren. In Kürze sei nur auf die Schwierigkeiten hingewiesen, die ihr bezüglich der Funktion gegenüberstehen. Im Gegensatz zu den Fällen, wo der funktionelle Charakter beibehalten wird (Osteome, Myome usw.), geht in der Mehrzahl der Fälle die Funktion verloren, und bei Ritter (1901) findet sich geradezu der Satz: »Es scheint, als ob mit dem Aufhören der Funktion eine größere Wachstumsenergie in die Zellen gelangt wäre.«

P. Buchner (München).

Mislawsky, A. N. Zur Lehre von der sogenannten blasenförmigen Sekretion. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 73. S. 681—698. 1 Taf. 1909.

Untersucht wurde die Glandula mandibularis superficialis des Kaninchens. Niedrige kubische Zellen mit wenigen fuchsinophilen Granula bereiten sich zur Sekretion vor, indem sie allmählich cylindrische Form annehmen und die Zahl der Granula vermehren. Diese sammeln sich an der Basis und lassen eine helle distale Zone frei. An der Grenze beider Zonen gehen sie ihrer Färbbarkeit verlustig, nehmen an Größe zu und verschmelzen endlich mit der strukturlosen

Gesamtmasse des nach dem Lumen schauenden Teiles der Zelle. Diese homogene Zellkuppe vergrößert sich, schnürt sich mit einem Teil des Protoplasmas ab und fällt als Tropfen ins Lumen. Hat dieser Vorgang sich eine Weile wiederholt, so hält die Granulabildung mit der Sekretion nicht mehr Schritt und es kommt zu einem vorübergehenden granulaarmen Ruhestadium. — Die Kernveränderungen sind gering. Eine häufige mitotische Kernteilung ohne darauffolgende Plasmadurchschnürung wird als Hinweis auf die Beteiligung der Kerne am Sekretionsvorgang angesehen, ein gelegentlicher Chromatinaustritt aus dem Kern für wahrscheinlich gehalten.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Michalovsky, J. Zur Frage über funktionelle Änderungen in den Zellen des Drüsenmagens bei Vögeln. In: Anat. Anz. Bd. 34. S. 257—275. 8 Fig. 1909.

Nach etwa zehnstündigem Hungern erscheint die Drüsenzelle dicht erfüllt von scharf umrissenen, mit Eisenhämatoxylin schwarztingierten Kugeln, ein Zustand, der sich bei weiterem Nahrungsmangel nicht mehr ändert. Durch Fütterung oder auch nur durch den Anblick des Futters wird die Zelle unmittelbar verändert. Das freie Ende der Zelle, das bisher abgerundet war, zieht sich bei der Abgabe der fertigen, nicht mehr mit Eisenhämatoxylin zu färbenden Sekrettropfen zu langen pinselförmigen Fortsätzen aus, an deren Ende das Sekret abströmt. Die ganze Zelle wächst. Eine Stunde nach der Fütterung verlieren die Profermenttropfen ihre scharfen Umrisse. Die wechselnde Färbung bekundet die Umwandlung zum definitiven Ferment. Drei Stunden nach der Fütterung ist die Zelle wieder kleiner geworden. Die Profermenttropfen sind bis auf formlose Klümpchen verschwunden. Der Fortsatz der Zelle beginnt sich rückzubilden. Fünf Stunden: Der Fortsatz fehlt ganz. Neubildung des Proferments in Form von zahlreichen feinen Granula, die den größten Teil der Zelle erfüllen, besonders dicht sich an der Kernmembran drängen. Wesentliche Veränderungen des Kerns während des ganzen Prozesses wurden nicht beobachtet.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Disse, J. Die Entstehung des Knochengewebes und des Zahnbeins. Ein Beitrag zur Lehre von der Bildung der Grundsubstanzen. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 73. S. 563—606. 2 Tafeln. 1909.

Der Verf. findet an den Osteoblasten eine homogene, glasartige Zone, die den Knochenbälkchen anliegt und die Grundsubstanz des künftigen Knochengewebes darstellt, indem das umgewandelte Protoplasma mehrerer Zellen in der Folge zusammenfließt und faserige Differenzierungen ausbildet, die direkt mit der Mutterzelle nichts zu tun haben. Es wird also die alte Gegenbauer-Köllikersche Auffassung, daß die Knochengrundsubstanz ein Sekretionsprodukt der Osteoblasten sei, abgelehnt zugunsten des Standpunktes von Waldeyer, der längst diesen Modus angenommen. Seine Ansichten werden, auch was die Bildung des Zahnbeins betrifft, großenteils bestätigt. Ganz analog wandelt sich in der Dentinzelle ein peripherer Teil in hyaline Substanz um. Nur die Mantelzone derselben wird zu Dentin, eine axial gelegene Partie erhält sich protoplasmatisch und wird zur Zahnfaser. Wie beim Knochen, entstehen im Dentin

nach der Trennung von der Zelle collagene Fasern. Dem Verf. erscheint es am wahrscheinlichsten, daß die am fertigen Zahn vorhandene Dentinschicht von nur einer Zellschicht herrühre und nicht das Produkt mehrerer Odontoblastengenerationen sei, wie WALDEYER annahm. v. KORFFS Ansicht (1905), daß das Dentin sich aus Fibrillen aufbaue, die mit der Zahnpulpa zusammenhängen, also ein Produkt der Papille sei, wird damit natürlich zurückgewiesen, ein Schluß, zu dem übrigens auch anderweitige, noch nicht veröffentlichte Untersuchungen gekommen sind.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

MERKEL, Fr. Betrachtungen über die Entwicklung des Bindegewebes. In: Anat. Hefte. 1. Abt. Heft 115. (38. Bd. Heft 2). S. 323—392. 2 Taf. 1909.

Drei Auffassungen über die Entstehung der collagenen Bindegewebsfasern bestanden bisher nebeneinander. Die Fasern sollten direkt aus dem Protoplasma der Bindegewebszelle gebildet werden; die Fasern entstehen in einer amorphen Grundsubstanz, die unmittelbar mit der Zelle nichts zu tun hat, oder die Randschicht der Zelle, das Exoplasma, das von dem eigentlichen Protoplasma bald mehr, bald weniger verschieden ist, liefert die Fasern. MERKEL schließt sich der zweiten Möglichkeit an. Im Gewebe des Schwanzes einer *Triton*-Larve schildert er den Vorgang etwa so: am Anfang ist ein die Gallerte durchziehendes, sehr feines granuliertes Netzwerk vorhanden. Dieses steht in keinem Zusammenhang mit Zellfortsätzen, deren Richtung meist überhaupt nicht mit der der Fasern übereinstimmt, ja unter Umständen senkrecht zu ihr steht (natürlich können die Zellfortsätze sich auch, entsprechend der in gleicher Weise auf sie einwirkenden Zugkräfte, gelegentlich in gleicher Richtung einstellen). In der Folge schwindet die Netzstruktur und die Fasern erscheinen unverzweigt, homogen, glatt konturiert. Wo sie sich kreuzen, handelt es sich nun um Filz, nicht um ein Netz. — Prinzipiell übereinstimmend sind die Verhältnisse bei der Nabelschnur der Säuger, beim Amnion und Corium. Bei Sehnen wird das Stadium des Netzes übersprungen. Die frühzeitig sehr ausgesprochene Spannung bewirkt unmittelbar die Bildung parallel gerichteter, unverzweigter Fasern.

Bei einer derartigen Auffassung, daß die Faserbildung mit der Funktion gar nichts zu tun hat, hat die Tatsache, daß die collagenen Fasern auf Stadien, wo sie sicher nicht in Zusammenhang mit der Zelle stehen, noch in Dicke, wohl auch in die Länge wachsen können, nichts Auffallendes mehr an sich.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

ARNOLD, J. Zur Morphologie des Muskelglykogens und zur Struktur der quergestreiften Muskelfasern. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 73. S. 265—287. 2 Taf. 1909.

Untersucht wurde die quergestreifte Skelettmuskulatur des Frosches. Das Glykogen erscheint hier gebunden an die Sarkosomen (Sarkoplasma), die sowohl longitudinal den interkolumnären Räumen entsprechend angeordnet als auch transversal den isotropen Scheiben aufgelagert sind. Je nach Funktion ist der Reichtum an Glykogengranula verschieden und stellt entweder nur den interkolumnären Räumen folgende Längszüge dar oder bildet regelmäßige netzförmige Figuren, die die Querscheiben frei lassen. Kein Glykogen ist in Kernen und

Muskelfibrillen enthalten. In Lymphgefäßen kann hin und wieder welches nachgewiesen werden. Eine Beziehung derselben zu den von Holmgren für seine »Trophospongienlehre« in Anspruch genommenen Strukturen wurde nie konstatiert; Arnold verhält sich daher gegenüber dieser Lehre, wie bereits in seiner Arbeit über das Glykogen in Leberzellen und Knorpelzellen, ablehnend.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Arnold, J. Zur Morphologie des Glykogens des Herzmuskels nebst Bemerkungen über dessen Struktur. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 73. S. 726—737. 1 Taf. 1909.

Die Herzmuskulatur bot die gleichen Resultate bezüglich der Lokalisation des Glykogens wie die Skelettmuskulatur. Auch hier ließ sich ein longitudinales und ein transversales System von Granula nachweisen, die in den Muskelfibrillen fehlen. Bezüglich der Angaben über die feinere Struktur des Muskels sei auf das Original verwiesen. **P. Buchner** (z. Z. Neapel).

A. P. Mathews. The influence of some amido-acids on the development of echinoderms. Biological Bulletin. Vol. XVI. p. 44—46. Jan. 1909.

Verf. hat die Entwicklung der Seeigeleier durch die Spaltungsprodukte des Eiweißmoleküls, Cystin, Leucin und Tyrosin, zu beeinflussen versucht und dabei insbesondere mit dem im Wasser nur spurweise löslichen Cystin interessante Resultate erzielt. Eier von *Arbacia* entwickelten sich bei Zusatz von Cystin-Kristallen bedeutend rascher, so daß hier das Plutensstadium zu einer Zeit erreicht war, wo sich die Eier in der Normalkultur noch auf dem Gastrulastadium befanden. Eine Beschleunigung der Eientwicklung durch chemische Mittel wurde bisher nur von Loeb mit Alkali und vom Autor mit Pilokarpin erzielt.

Während Tyrosin einfach schädigend wirkt, vermag Leucin die Entwicklung zu sistieren, ohne dabei die Eier zu töten. So vermochte Autor Blastulae 24—72 Stunden als solche am Leben zu erhalten, die sich dann, in frisches Seewasser überführt, zu monströsen Gebilden weiterentwickelten.

H. Kupelwieser (München).

J. F. Mc Clendon. Chemical studies on the effects of centrifugal force on the eggs of the seeurchin (*Arbacia punctulata*). Am. Journ. of physiol. Vol. XXIII, p. 460—466. March 1. 1909.

Autor hat früher (Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 27. S. 247—257) die Schichten, welche sich bei starkem Zentrifugieren von Froscheiern im Zentrifugierröhrchen absetzen, chemisch untersucht und hat dabei große Differenzen zwischen den schwereren und leichteren Eibestandteilen gefunden. Die Materialsonderung in zentrifugierten Froscheiern würde also Grund genug sein, daß diese Eier sich gar nicht oder nur teilweise zu furchen vermögen.

Bei in Masse zentrifugierten Seeigeleiern hingegen sind die beiden sich absetzenden Schichten, eine zentrifugale geleeartige und eine zentripetale flüssige, chemisch so wenig voneinander verschieden, daß es dem Autor begreiflich erscheint, warum sich diese Eier trotz regionaler Sonderung nach dem Zentrifugieren doch zu entwickeln vermögen. **H. Kupelwieser** (München).

W. Page May and C. E. Walker. Note on the multiplication and migration of nucleoli in nerve cells of mammals. Quarterl. Journ. exper. Physiol. London. Vol. I, Nr. 2. p. 203—209. 2 Tafeln. 1908.

Untersucht wurden Gassersche und Cerebrospinalganglien von eben erwachsenen Ratten, Kaninchen, Katzen, Affen und Schimpansen, fixiert in Flemmingscher Lösung oder der Arnoldschen Modifikation der Zenkerschen Flüssigkeit. Gefärbt wurde auf dreierlei Weise: A. Basisches Fuchsin—Methylenblau—Unnas-Orange-tannin. B. Saffranin—Methylenblau—Unnas-Orange-tannin. C. Thionin—Bordeauxrot. Die Verfasser konstatierten so eine ständige Vermehrung der Nucleolen, und zwar meist durch Knospung, selten durch einen der amytotischen Teilung analogen Prozeß. Der ursprüngliche Nucleolus und der sich abtrennende Teil bleiben durch eine schmale Brücke in Verbindung, bis der neue Nucleolus eine ziemliche Größe erreicht hat. Anscheinend Reste des Mittelstücks dieser Hantelfigur finden sich auf Schnitten, wo beide Nucleoli bereits fast oder ganz gleich groß geworden. Beobachtet wurden in einer Zelle bis zu vier, fünf, ja neun Nucleoli, die auf solche Weise entstanden zu denken sind.

Für das Schicksal der Nucleolen erschien den Verfassern vor allem die Auswanderung wichtig. Vorwölbung der Kernmembran an der Stelle, wo innen der Nucleolus liegt, weiterhin Durchtritt durch die Membran ins Cytoplasma und längeres Anhaften des Nucleolus an der Außenseite der sich wieder schließenden Kernmembran sind die einzelnen markanten Phasen dieses Vorganges. Das Durchtreten selbst muß äußerst rasch erfolgen, da es im Verhältnis zu den beiden andern Lagen des Nucleolus sehr selten gefunden wurde. Die verschiedentlich in Nervenzellen zur Beobachtung gekommenen pseudopodienartigen Fortsätze des Kerns dürften nach den Verf. in Zusammenhang stehen mit Auswanderungsdeformationen der Kernwand, welche fortbestehen, noch lange nachdem der Nucleolus weitergewandert ist.

Diese Auswanderung ist vollkommen verschieden von den Fällen, wo der Nucleolus durch mechanische Einwirkung des Messers aus dem Kern herausgerissen wurde. In diesen Fällen zieht er Lininsubstanz und Chromatinkörnchen mit sich. Die tatsächlich ausgewanderten Nucleolen nehmen im Cytoplasma an Größe zu, werden körnig und zeigen veränderte Färbbarkeit. Während nämlich mit der Methode A die innerhalb des Kerns liegenden Nucleoli blau oder violett, mit der Methode B scharlachrot sind, erscheinen sie im Cytoplasma mit der Methode A rosa oder rot, mit B schwach orange oder gelb. Durch mechanischen Druck des Messers herausgezwängte Nucleoli zeigen dagegen die Farbe der innerhalb des Kerns liegenden Nucleolen. Die Veränderung von Größe und Färbbarkeit der Nucleoli im Verlauf ihrer Wanderung weist auf einen wichtigen Wechsel der chemischen und physikalischen Konstitution des Nucleolus hin. Letztere müssen übrigens besonders resistent sein, da das Messer sie nicht wie die andern Zellbestandteile zerschneidet, sondern aus dem Kern herauszudrängen vermag. — Nachdem er den Kern verlassen, wandert der Nucleolus weiter durch das Cytoplasma und findet sich schließlich im Innern benachbarter Leukocyten oder ähnlicher Zellen wieder, oder sein Inhalt scheint durch sieb- und porenartige Öffnungen der Zellwand in den Leukocyt überzuwandern. — Da in dem untersuchten Gewebe Teilungen des Kerns weder beobachtet noch wahrscheinlich sind, so dürfte nach den Verfassern die hier

erfolgende ständige Neubildung von Nucleolen für eine andre Funktion dieser Organite sprechen, als sie von Flemming und den Brüdern Hertwig angenommen.

Strohl (Zürich).

C. E. Walker and Alice L. Embleton. Observations of the Nucleoli in the Cells of *Hydra fusca*. Quarterl. Journ. exper. Physiol. London. Vol. I, Nr. 3. pag. 288—290. 1 Taf. 1908.

Ähnliche Beobachtungen über Knospungsvermehrung und Wanderung der Nucleolen im Ecto- und Entoderm von *Hydra*, wie oben in der Arbeit über die Ganglienzellen von Säugern. Doch scheint den Verfassern insofern die Bezeichnung Knospung nicht ganz treffend, als beide Nucleolenteile von Anfang an fast gleiche Größe haben. Es sind wieder mehrere Nucleolen in und außerhalb des Kerns einer einzigen Zelle beobachtet. Nach dem Austritt aus dem Kern der Entodermzellen zeigen die mit basischem Fuchsin—Methylenblau—Unnas Orange-tannin gefärbten Nucleoli eine purpurfarbene Centralpartie und sind rosa umrandet; je mehr sie sich der Zellperipherie nähern, desto mehr verschwindet die Farbe des Centrums und der Nucleolus wird allmählich ganz rosa, um an der Zellperipherie angekommen sogar in Orange überzugehen und mehr oder weniger zu vergehen. Dieser Vorgang konnte in den Ectodermzellen nicht verfolgt werden. Der Umstand, daß genannte Erscheinung also an die mit der Verdauung im Zusammenhang stehenden Entodermzellen gebunden zu sein scheint, ist für die Verfasser ein neuer Beweis für die Ansicht, wonach der Nucleolus nichts mit der Zellteilung zu tun hat, sondern am Zellstoffwechsel sich beteiligt.

Strohl (Zürich).

M. Hartmann und K. Nägler. Copulation bei *Amoeba diploidea* n. sp. mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenscyklus. In: Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1908. 15 S. Taf. V, VI.

Die aus dem Eidechsendarm isolierte und nach Frosch auf künstlichem Nährboden gezüchtete Amöbe zeichnet sich durch den Besitz zweier stets dicht aneinanderliegender Kerne während des ganzen vegetativen Lebens aus. Bei allen Zellteilungen werden beide Kerne geteilt, so daß jede Tochterzelle je die Hälfte jedes Kerns erhält, durch alle Generationen hindurch, bis zur Copulation. Bei dieser umgeben sich je zwei Tiere mit einer gemeinsamen Cystenhülle; vor der Vereinigung der Plasmakörper verschmelzen nun erst in jedem Copulanten die beiden Kerne, die sich währenddessen auflockern und außerhalb des Karyosoms viel Außenchromatin zeigen. Dieses wird als rasch resorbierte vegetative Chromidien ins Plasma ausgestoßen, die Karyosome verschmelzen zum Synkaryon. Hier ist also sicher das Karyosom nicht dem vegetativen Chromidium homolog (gegen Goldschmidt und Popoff).

Während der Bildung der Synkarien verschmelzen auch die Plasmaleiber; die beiden Synkarien machen darauf je zwei Reifungsteilungen durch, meist indem zunächst das Karyosom sich innerhalb der ursprünglichen Kernzone in ein Geschlechtskaryosom und ein Reduktionskaryosom teilt. Das erstere wächst rasch heran; das zweite grenzt sich mit einem Teil des Kernalveolarwerkes als

kleiner Kern vom ursprünglichen Kern ab und teilt sich häufig nochmals, während der Geschlechtskern ein zweites Reduktionskaryosom abschnürt. Die reduzierten beiden Kerne lockern sich auf, so daß wieder etwas Außenchromatin um das nun vacuolisierte Karyosom auftritt, und legen sich aneinander, ohne aber zu verschmelzen. Auch in der neu ausschlüpfenden Amöbe bleiben sie so getrennt: der Cyklus ist geschlossen.

Hier liegt also ein Fall von Autonomie der Gametenkerne während des ganzen Lebenscyklus vor, ein idealer Fall von Gonomerie der Keimbahnkerne) Die Verff. sind geneigt, hierin ein ursprüngliches Verhalten zu erblicken. Der Umstand, daß auf die schließliche Kernverschmelzung direkt die Reduktion folgt, ist geeignet, die Chromosomenreduktion »ihres prophetischen Charakters zu entkleiden«. Die Reduktion ist eine Folge der Kernverschmelzung und der aus dieser resultierenden Chromosomensummation, nicht ein teleologischer Akt zur Verhütung zukünftiger Chromosomensummation. Als solcher erscheint sie bei andern Organismen nur durch die Verschiebung der Kernverschmelzung in frühere Stadien. Wirklich zu Ende geführt wird aber auch bei diesen Formen die Befruchtung erst mit der neuen Geschlechtsreife, etwa im Synapsisstadium; die Conjugation der väterlichen und mütterlichen Chromosome entspricht der Kernverschmelzung bei *Amoeba diploidea*.

E. Neresheimer (Wien).

K. Nägler. Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. In: Archiv f. Protistenk. Bd. 15. 1909. S. 1—53. Taf. I—VI.

Verf. studierte eine Anzahl kleiner Amöbenarten, die auf künstlichem Nährboden gezüchtet wurden; er beschreibt zunächst eine Anzahl Arten der *Limax*-Gruppe, die außer der bekannten Fortbewegungsweise durch die Struktur des Kerns charakterisiert ist. Das Karyosom enthält ein Centriol und ist umgeben von einer Kernsaftzone, die höchstens Spuren von Außenchromatin enthält; eine Kernmembran fehlt (»Karyosomkern«). Die Geschlechtsvorgänge sind autogamisch.

Bei der Zweiteilung besteht immer die Einleitung in der Teilung des Centriols; die durch einen Verbindungsfaden (Centrodesmose) verbundenen Tochtercentriolen bilden mit dem auseinandergeschobenen Chromatin des Karyosoms die Polplatten, zwischen denen sich zunächst ein achromatischer Streifen befindet. Dieser nimmt fädige Struktur an; von den an Größe immer abnehmenden Polplatten (Polkörper Vahlkampfs) strömt das Chromatin in feinsten Körnchen diesem Mittelstreifen zu: es entsteht die Äquatorialplatte, die sich dann in die Tochterplatten teilt. Diese verschmelzen nach dem Auseinanderrücken mit den Polplatten. Zur Ausbildung zählbarer Chromosome kommt es bei den meisten untersuchten Formen nicht. Eine Verbindungsfaser zwischen den beiden Tochterkernen persistiert oft lange. Bei *A. horticola* Nägler treten in jeder Tochterplatte sechs deutliche Chromosome auf.

In den Cysten einer nicht zur *Limax*-Gruppe gehörigen Art, *A. albida* Nägler, kamen Autogamieerscheinungen zur Beobachtung. Im Gegensatz zu den vegetativen Formen findet sich im Kern kein Außenchromatin, sondern nur ein kompaktes Karyosom in der Kernsaftzone. Dieser Kern teilt sich hantelförmig, meist durch heteropole Einschnürung (doch kann der Unterschied zwischen beiden Tochterkernen sehr klein sein), in einen größeren vegetativen und einen kleineren generativen Kern. Der erstere lockert sich auf, rückt bis an die Peri-

pherie der Cyste hinaus und wird resorbiert. Der generative Kern nimmt die Form einer »unregelmäßigen und verbackenen Tetrade« an; an den angeschwollenen Enden dieser Figur werden nun nacheinander je zwei, also im ganzen vier kleine Reduktionskerne abgeschnürt. Während diese resorbiert werden, schnürt sich der reduzierte Kern in zwei Gametenkerne ab, die erst auseinanderrücken, dann sich wieder einander nähern und schließlich verschmelzen. Das Synkaryon wird zum Kern der nun ausschlüpfenden vegetativen Amöbenform.

Verf. schildert hierauf eingehend die in der vorläufigen Mitteilung von Hartmann und Nägler (siehe oben) schon besprochenen Erscheinungen bei *A. diploidea* und diskutiert die Gonomeriehypothese.

Im theoretischen Teil wird zunächst die Frage von Centrosom und Doppelkernigkeit besprochen. Karyosom oder Nucleolocentrosom der Protozoenzelle entspricht dem Centrosom der Metazoenzelle. Da das Karyosom ein Centriol enthält, entspricht es dem Centroplasma + Centriol.

Hierfür sprechen auch die cyklischen Veränderungen von Centrosom (z. B. *Rhynchelmis*-Ei) und Karyosom der Protozoenzelle, von denen das Centriol stets unberührt bleibt. Frühere Angaben über direkte Kernteilung bei verschiedenen Amöbenarten dürften darauf beruhen, daß das Centriol und seine Teilung übersehen wurde; in andern Fällen wurde es beschrieben, aber nicht richtig gedeutet. Mit der Centrosomenfrage im engsten Zusammenhang wird der Kerndualismus behandelt, der sich in der Unterscheidung zwischem einem mehr lokomotorischen Kernapparat (Karyosom; Centrosom, Blepharoplast) und einem mehr trophischen Kern, der das Material zur Chromosomenbildung abgibt, äußert. Bei den *Limax*-Amöben tritt dieser Dualismus nur bei der Kernteilung in Erscheinung. Bei *A. diploidea* geben Centriol und Karyosom die Polplatten ab, während das Außenchromatin die Äquatorialplatte liefert. Die beiden Kernbestandteile sind also dauernd zu unterscheiden. Natürlich hat dieser Kerndualismus nichts zu tun mit der Trennung von somatischem und generativem Chromatin, wie ja Hauptkern und Blepharoplast bei Trypanosomen jeder beide Chromatinarten enthalten.

Verf. diskutiert ferner noch Mitose und Amitose, welch letztere sich nur in einer beschränkten Anzahl von Fällen bei Metazoenzellen findet. Die sogenannte Amitose vieler Protozoen wird als Promitose bezeichnet; sie ist weder richtige Mitose noch Amitose. Sie ist charakterisiert durch die Teilung des Nucleolocentrosoms oder des Karyosoms.

E. Neresheimer (Wien).

M. Hartmann. Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungswesen. In: Arch. f. Protistenk. Bd. 14. 1909. S. 264 bis 334. (27 Textfig.)

Hartmann unterzieht sich zunächst der dankenswerten Aufgabe, eine klare Definition und Gruppierung der verschiedenen Modi der Befruchtung bzw. sexueller Fortpflanzung vorzunehmen. Er unterscheidet:

I. **Amphimixis.** Befruchtungsvorgang zwischen zwei getrennten Individuen oder zwei von verschiedenen Individuen abstammenden Geschlechtszellen oder Gameten.

A. Copulation: Dauernde und vollkommene Verschmelzung zweier Individuen unter Verschmelzung auch der Kerne.

1. Hologamie: Copulauten von erwachsenen vegetativen Individuen nicht unterscheidbar.
   a) Isohologamie: Copulanten vollkommen gleich (*Actinophrys*, *Amoeba diploidea*, manche *Spirogyra*-Arten).
   b) Anisohologamie: Copulanten an Größe etwas verschieden; geringe sexuelle Differenz (*Bodo tacertae*, *Herpetomonas*, *Chlamydomonas braunii*).
2. Merogamie: Copulanten spezifische Gameten.
   a) Isomerogamie: Isogametencopulation (Foraminiferen, manche Gregarinen, *Stephanosphaera*, viele Algen).
   b) Anisomerogamie (Oogamie): Copulation sexuell differenzierter Gameten (Makro- und Mikrogameten, bzw. Ei- und Samenzellen; manche Gregarinen, Radiolarien, Coccidien, Hämosporidien, *Volvox*, viele Algen und Pilze).

B. Conjugatiou (der Infusorien): Zeitweilige nnd unvollkommene Verschmelzung zweier Individuen; Austausch der allein copulierenden Kerne (Mikronuclei).
1. Allelogamie: Mit gegenseitiger Befruchtung (*Paramaecium*).
2. Heterogamie: Mit einseitiger Befruchtung (sekundär entstanden) (Vorticelliden).

C. Gametangiencopulation: Verschmelzung vielkerniger Gametangien mit gegenseitiger Karyogamie (durch Unterbleiben der Zellteilungen bei der Gametenbilduug von A 2 abzuleiten).
1. Isogametangiencopulation: Gametangien und ihre Kerne gleich (*Mucor.*).
2. Anisogametangieucopulation: Gametangien und ihre Kerne sexuell verschieden (Oogonien und Antheridien, *Pyronema*).

II. **Automixis.** Selbstbefruchtung im weitesten Sinne; d. h., sie mag sich an Zellindividuen bzw. Gameten abspielen, die direkt von derselben Mutterzelle bzw. demselben Individuum abstammen, oder an den Kernen einer einzigen Zelle.

A. Pädogamie: Copulation von Gameten, die von demselben Individnum (Gametangium) gebildet werden (*Actinosphaerium*, *Basidiobolus*). Theoretisch ist natürlich Pädogamie bei jeder einzelnen Modifikation der Amphimixis möglich.

B. Autogamie: Automiktische Befruchtung, die sich an einer einzigen Zelle abspielt.
1. Pädogame Autogamie: Von Pädogamie abzuleiten; durch Ansfall der Zellteilung sind keine Gametenzellen, sondern nur Gametenkerne entstanden in der indifferenten (hermaphroditen) Zelle, (Gametocyte oder Gametangium). (*Plasmodiophora brassicae*, *Entamoeba coli*).
2. Parthenogamie: Ein entsprechender Befruchtungsvorgang in einer Zelle, die den Charakter eines weiblichen Gameten (Makrogamet, Ei) bzw. eines weiblichen Makrogametangiums zeigt (*Haemoproteus noctuae*, *Ichthyophthirius*).

C. Pseudogamie: Ersatz einer echten geschlechtlichen Keimverschmelzung durch einen pseudosexuellen Copulationsprozeß zweier nicht als spezifische Befruchtungszellen differenzierter Zellen (einige Farne, Uredineen).

III. Apomixis. Verlust der Befruchtung; Fortpflanzung eines Geschlechtsindividuums durch Zellen ohne Zell- und Kernverschmelzung.

A. Parthenogenesis: Apomiktische Entstehung eines Individuums aus einem Ei.

1. Diploide Parthenogenesis: Kern des Eies mit der diploiden unreduzierten Chromosomenzahl.

2. Haploide Parthenogenesis: Kern des Eies mit der haploiden reduzierten Chromosomenzahl.

B. Apogamie: Apomiktische Entstehung eines Individuums aus vegetativen Zellen eines Geschlechtsindividuums.

1. Diploide Apogamie: Die Zellen oder der Zellenkomplex, von denen die Entwicklung ausgeht, mit der diploiden Chromosomenzahl.

2. Haploide Apogamie: mit der haploiden Chromosomenzahl.

Verf. geht dann über zur ausführlichen Besprechung der bisher bekannten Fälle von Automixis bei Protozoen und Protophyten, zuerst von Pädogamie als der Überleitung zwischen Amphimixis und extremer Autogamie. Die Gameten bei Pädogamie ersten Grades sind Geschwisterzellen, bei Pädogamie zweiten Grades Geschwisterkinder.

Hierher gehört vor allen Dingen der bekannte Fall von *Actinosphaerium Eichhorni* nach R. Hertwig. Analog verläuft nach Distaso die Befruchtung bei *Actinophrys sol*, mit dem Unterschied, daß hier das einkernige Individuum direkt zur Primärcyste wird. Nach Schaudinn kommt hier auch amphimiktische Befruchtung vor; Verf. glaubt, daß beide Fälle eintreten können.

Pädogame Isomerogamie (zweiten Grades) findet sich bei *Polytoma uvella*: In der Hülle teilt sich die Mutterzelle in vier Tochterzellen, die dann paarweise copulieren (Krassiltschik, Prowazek, Dangeard). Reduktion wurde nicht bemerkt; sie ist vermutlich in der Vierteilung bei der Gametenbildung enthalten. Pädogamie ersten und zweiten Grades findet sich bei vielen Zygnämaceen; häufig ist sie nur fakultativ. Pädogamie ersten Grades findet sich bei Hefen, zweiten Grades bei *Basidiobolus*. Ferner gehören hierher die bekannten Befunde Schaudinns an *Bacillus sporonema* und *B. Bütschlii*.

Unter den Fällen von echter Autogamie behandelt Hartmann zunächst als »isoliert stehende Fälle« diejenigen, die sich zurzeit weder von Pädogamie ableiten noch als Parthenogamie auffassen lassen. Hierher gehört die von Prowazek geschilderte Autogamie von *Trichomastix lacertae*, der von Nägler (siehe oben) berichtete Fall von *Amoeba albida* sowie vermutlich einige Fälle bei *Limax*-Amöben, bei denen Hartmann Kernverschmelzung aber noch keine Reduktionserscheinungen beobachtet hat. Ebenso fehlt noch die Feststellung der Reduktionsvorgänge bei der neuen Dysenterie-Amöbe *Entamoeba tetragena* Hartm., bei der zur Zeit der Befruchtung sich aus Chromidien vegetative Kerne bilden, während der generative Kern sich teilt, worauf die beiden Teile — vermutlich nach den bisher übersehenen Reduktionsteilungen — wieder verschmelzen.

Die pädogame Autogamie läßt sich in ihrer Entstehung von einfacher Pädogamie sehr schön bei den Myxomyceten verfolgen. Pädogamie liegt noch vor bei *Plasmodiophora brassicae*, bei der sich nach erheblicher Kernvermehrung um jeden Kern eine Plasmapartie sondert, ein Gametocyt. Je zwei dieser Zellen verschmelzen; die Gametocytenkerne machen die Reduktionsteilungen durch, und etzt verschmelzen in der unterdessen durch Bildung einer Cystenhülle zur Spore gewordenen Zygote die Gametenkerne. Bei andern Myxomyceten, den Arcyrien

und Trychien, unterbleibt dagegen die Bildung von Gametocyten; je zwei Kerne verschmelzen innerhalb des Plasmodienprotoplasmas; die Pädogamie ist durch Unterbleiben der Zellbildung zur Autogamie geworden. Die Synkarien teilen sich hier vor der Sporenbildung nochmals in eigentümlicher Weise, die als Reduktionsteilung aufgefaßt wird. Während also bei *Plasmodiophora* wie bei allen Protozoen sämtliche Generationen diploide Kerne besitzen und nur die Gametenkerne kurz vor der Karyogamie haploid sind, ist umgekehrt bei den höheren Myxomyceten nur das Synkaryon kurze Zeit diploid, alle Kerngenerationen dagegen haploid.

Bei der Myxomycetengattung *Ceratiomyxa* wurden diese Verhältnisse neuerdings durch ZAHN durch den Nachweis der Zahlenreduktion der Chromosome sichergestellt.

Bei *Sphaeractinomyxon stolei* findet sich nach CAULLERY und MESNIL typische Pädogamie, und zwar Anisogamie; die Verhältnisse erinnern an *Plasmodiophora*. Die Reduktion ist noch nicht sichergestellt. Ähnlich verhält sich das Myxosporid *Ceratomyxa drepanopsettae* nach neuen Befunden von AWERINZEW, während bei den höheren Myxosporidien sich wieder die Überleitung zur Autogamie zeigt. Bei *Myxobolus pfeifferi* findet nach KEYSSELITZ noch Pädogamie statt; doch hält sie HARTMANN für in Rückbildung begriffen, da sie nur am lebenden Objekt, nicht aber an fixierten und gefärbten Präparaten als solche zu erkennen sei (? Ref.). Bei *Sphaeromyxa sabrazesi* bleiben nach O. SCHRÖDER die Zellteilungen weg; die Pädogamie ist zur Autogamie geworden.

Hierher gehört auch die von SCHAUDINN geschilderte bekannte Autogamie bei *Entamoeba coli*. HARTMANN korrigiert SCHAUDINNS Beschreibung des Vorganges dahin, daß nicht aus den Chromidien sich die Geschlechtskerne bilden, sondern daß die alten Kerne erhalten bleiben und diese Funktion übernehmen; die Chromidien sind also rein somatisch. Daß diese Autogamie aus Pädogamie hervorgegangen ist, läßt sich noch aus Andeutungen der rückgebildeten Zellteilung schließen. Bei *Amoeba muris* verlaufen die Vorgänge nach WENYON analog, auch mit Doppelbefruchtung, wie bei *A. coli*. Gleichfalls pädogam ist die fakultative Autogamie bei *Trichomonas*.

Unter den Protophyten finden sich hierhergehörige Erscheinungen nur bei den Diatomeen, und zwar sämtliche Stadien der Rückbildung einer amphimiktischen Befruchtung über Pädogamie und Autogamie bis zur Apomixis.

Unter die Erscheinungen der Parthenogamie ist zunächst die von SCHAUDINN beschriebene bekannte Selbstbefruchtung in den Makrogametocyten von *Haemoproteus noctuae* zu rechnen, die zu den Rezidiven führt. Gleichfalls hierher gehört die Selbstbefruchtung bei *Ichthyophthirius*, da sie ja in Gametocyten stattfindet (mit der auch von NERESHEIMER in der Originalmitteilung betonten Reserve, daß nicht etwa doch eine vom Autor übersehene Amphimixis stattfindet. Ich füge hinzu, daß mir von jeher die Vorstellung nicht indiskutabel erschienen ist, es könnte sich beim *Ichthyophthirius* um fakultative Autogamie handeln. Ähnliche Fälle sind ja, wie hier zu ersehen, mehrfach beobachtet).

Gleichfalls fakultative Parthenogamie findet sich nach noch unveröffentlichten Beobachtungen HARTMANNS bei *Lamblia intestinalis* neben Isohologamie; bei *Lamblia muris* findet sich nur noch Parthenogamie. Die Lamblien sind die Geschlechtsformen von *Hexamitus*. Auch bei *Bodo lacertae* findet sich nach PROWAZEK neben der gewöhnlichen Parthenogamie selten Anisohologamie.

Als einziger Fall von Parthenogamie bei Metazoen wird noch auf die Vorgänge im parthenogenetisch sich entwickelnden Ei von *Artemia salina* hin-

gewiesen, wo nach BRAUER neben diploider Parthenogenesis (Unterdrückung der zweiten Richtungsspindel, die die Reduktionsteilung darstellt) auch der Fall vorkommt, daß der zweite Richtungskörper gebildet wird, aber sofort wieder mit dem reifen Ei verschmilzt, wodurch wieder eine diploide Zelle zustande kommt.

Unter den Protophyten scheint bei der Zygomycete *Entomophthora gloeospora* Parthenogamie vorzukommen, da hier statt der sonst bei Zygomyceten verbreiteten Gametangiencopulation Azygosporen gebildet werden, in denen VUILLEMIN Kernverschmelzungen beobachtet haben will (die allerdings von andrer Seite bestritten werden). Auch bei den Ascomyceten finden sich ähnliche Fälle, in denen die normale anisogame Gametangiencopulation unterdrückt wird und statt dessen die Ascogonkerne paarweise verschmelzen. Auch Pseudogamie kommt vor (bei *Humaria rutilans* nach FRASER); offenbar aus der Parthenogamie durch weitere Rückbildung hervorgegangen. Auch bei den Uredineen finden sich Übergänge zwischen pädogamer Parthenogamie und Pseudogamie. Bei den Basidiomyceten scheint nur noch Pseudogamie vorzukommen.

In dem letzten, theoretischen Teile der interessanten Arbeit erörtert Verf. zunächst die Frage, ob Automixis als eine primitive Form der Befruchtung oder als aus Amphimixis rückgebildet aufzufassen sei. Er entscheidet sich für die letztere Meinung und weist auf die Myxosporidien hin, bei denen gerade die primitiven Formen Pädogamie, die phyletisch jüngeren Autogamie zeigen. In einem weiteren Abschnitt wird die Frage nach dem Wesen der Befruchtung diskutiert und nach Ausscheidung der nicht allen Befruchtungsvorgängen gemeinsamen Momente die Definition gegeben: »Das Wesen der Befruchtung besteht in der Verschmelzung zweier (vermutlich sexuell differenzierter) Kerne mit nachfolgender Reduktion des Copulationskerns durch Kernteilung.« Über den letzten Teil dieser Definition siehe auch die weiter oben besprochene Arbeit von HARTMANN und NÄGLER. Im letzten Kapitel sucht dann Verf. in die Bedeutung des Befruchtungsvorganges einzudringen. Er erörtert zunächst die wichtigsten bisherigen Theorien und Hypothesen (WEISMANN, BOVERI, MAUPAS, BÜTSCHLI, R. HERTWIG, MOROFF) und kommt schließlich auf die von SCHAUDINN 1905 ausgesprochenen (teilweise mit BÜTSCHLIS älteren Ideen übereinstimmenden) Ansichten zurück. Die Doppelkernigkeit der Zellen (Blepharoplast-Centrosom-Karyosom = lokomotorischer, überwiegend männlicher Kern und trophischer, überwiegend weiblicher Kern) und die Relativität der sexuellen Differenzierung der Kerne sind allein geeignet, das Eintreten der Befruchtung sowie die Erscheinungen der Automixis und der Parthenogenesis selbstverständlich zu machen. »Grunddbedingung für die Richtigkeit dieser Hypothese ist die Allgemeingültigkeit der Sexualität (sexuellen Differenz der Gameten), die also zum Wesen der Befruchtung gehören muß«. Auch bei isogamer Befruchtung muß also eine sexuelle Differenzierung der Kerne angenommen werden.

E. Neresheimer (Wien).

L. FRIEDRICH. Über Bau und Naturgeschichte des *Trypanoplasma helicis* Leidy. In: Archiv f. Protistenk. Bd. 14, 1909. S. 363 bis 395, mit 48 Textfiguren.

Das Flagellat ist identisch mit dem schon länger bekannten *Bodo helicis* Leidy; es bewohnt das Receptaculum seminis und die Spermatophoren von

Helix-Arten. Der Blepharoplast ist sehr chromatinreich und läßt keine feinere Struktur erkennen; häufig besteht er aus mehreren hintereinanderliegenden Stücken. Er teilt sich bei der Fortpflanzung längs. Der Hauptkern ist ein rundliches Bläschen ohne Karyosom. Häufig finden sich in ihm fünf Chromatinpartikelchen, die durch stark färbbare Fäden zu einem chromatischen Ring verbunden sind. Von diesen gehen manchmal sechs oder mehr radiär gerichtete Fäden zur Peripherie (ähnlich den acht Stäben im Trypanosomenkern); sie dürfen aber nicht als Chromosome gedeutet werden, da sie bei der Kernteilung keine Rolle spielen. Der Kern mit dem eben beschriebenen centralen Chromatinfünfeck ist hauptsächlich charakteristisch für geißellose ookinetenartige Formen, bei denen der Blepharoplast fehlen kann. Andre, vielleicht männliche Formen zeigen Stadien der Auflösung des trophischen Kerns bis zur Chromidienähnlichkeit. Der trophische Kern teilt sich bei der Fortpflanzung durch einfache amitotische Durchschnürung. Einzelne Bilder weisen darauf hin, daß vielleicht noch ein zweiter mitosenartiger Modus der Kernvermehrung vorkommt, sind aber noch zu isoliert, um eine Deutung zu gestatten.

E. Neresheimer (Wien).

C. C. Dobell. Chromidia and the binuclearity hypotheses: a review and a criticism. in: Quarterly journal of microsc. science, Vol. 53. 1909. p. 279—326, 25 Textfig.

Verf. gibt zunächst einen Überblick über die Entwicklung des Begriffes Chromidien und über die wichtigsten Fälle vom Auftreten dieser Gebilde, ohne zunächst auf eine Unterscheidung physiologisch verschiedener Chromidien einzugehen; als Chromidien bezeichnet er zunächst alle chromatischen Gebilde, die frei im Zellplasma liegen, ohne in einen Kern eingeschlossen zu sein. Unter den auf Protisten bezüglichen Fällen ist zu erwähnen, daß Verf. die von Prowazek beschriebenen »Chromidien« bei *Bicosoeca* und *Bodo lacertae* nicht als solche gelten läßt; die von *Bodo* sind nach seinen eigenen Untersuchungen Reservematerial. (Siehe unten Dobell: Autogamy in *Bodo lacertae*.) Die von Gonder beschriebenen Chromidien der in Cephalopoden schmarotzenden Infusorien sind als netzförmige Kerne aufzufassen. (Siehe unten: Dobell, Infusoria parasitic in Cephalopoda.) Verf. hat *Siedleckia nematoides* Caull u. Mesn. neuerdings studiert und findet keine eigentlichen Kerne; alles Chromatin ist dem Körper in Form chromatischer Bröckchen, Chromidien, eingelagert.

Bei Bakterien finden sich manchmal wirkliche Kerne, manchmal Chromidien. Die bei Metazoen als Chromidien oder Chromidialapparat beschriebenen Gebilde dürfen nicht als solche bezeichnet werden. Der Chromidialapparat der *Ascaris*-zellen (Goldschmidt) wird mit Vejdovsky als schützendes Faserwerk und Derivat der centroplasmatischen Strahlungen gedeutet. Die bei der Entwicklung der Sexualzellen der Gastropoden auftretenden »Chromidien« (Popoff) sind gleichfalls nicht als solche erwiesen und stammen gleichfalls wahrscheinlich von Spindelstrahlen ab.

Chromidien finden sich also nur bei Protisten. Unter diesem Sammelbegriff sind viererlei physiologisch ganz verschiedene Dinge zusammengefaßt: 1. Kann normaler Weise die Kernsubstanz in Form von Chromidien auftreten in Zellen, die keinen eigentlichen Zellkern besitzen. (Bakterien, *Siedleckia*). 2. Chromidien

können Umwandlungsprodukte des Kerns (*Actinosphaerium*) oder des Plasmas (*Stenophora*) sein [»products of cell-metabolism.«]. 3. Chromidien können als Degenerationsprodukte des Kerns in kranken oder sterbenden Zellen auftreten (degenerierende Opalinen, Dobell). 4. Sie können ein Stadium eines multiplen Kernteilungsprozesses darstellen, der meist bei der Gametenbildnng auftritt. (Mastigamoeben, Thalamophoren, *Opalina*). Dieser vierte Fall stellt eine Anpassung an die Notwendigkeit, zur gleichen Zeit viele Gametenkerne zu erzeugen, dar; sie findet ihre (allerdings rein teleologische, Ref.) Erklärung darin, daß, wie bei den Geschlechtszellen der Metazoen, sehr viele Gameten, ohne zur Befrnchtung zn gelangen, zn Grunde gehen. Der Modus der multiplen Kernvermehrung durch Chromidienbildung ist von der Kernvermehrung bei *Calcituba* leicht ableitbar. Der nach der Sporetienbildung meist zugrnnde gehende Prinzipalkern ist zu vergleichen mit dem Restkörper z. B. bei Sporozoen. Ans dem verschiedenen Schicksal der beiden Kernbestandteile läßt sich ebensowenig auf das Vorhandensein von zwei grundsätzlich verschiedenen Chromatinarten — somatisches nnd generatives Chromatin — schließen, wie im andern Fall auf zwei Arten von Protoplasma. Es spricht nur gegen die Unsterblichkeit der Protisten: erschöpfte Zell- oder Kernbestandteile sterben eines physiologischen Todes. Die Fälle, in denen ein dauerndes Chromidialnetz neben dem Kern besteht, wie bei den beschalten Rhizopoden, stellen nnr eine Modifikation dieses Kernvermehrungsmodus dar.

Verf. bespricht sodann die mit den Chromidien in Zusammenhang stehenden Hypothesen: Zunächst die Lehre von der Kernplasmarelation, die nach ihm wenigstens eine Arbeitshypothese von größter Fruchtbarkeit darstellt. Ferner die von Goldschmidt aufgestellte Hypothese von der Doppelkernigkeit der Zelle. Er beanstandet zunächst den Ausdruck Doppelkernigkeit (»binuclearity) und möchte ihn durch das Wort Dichromatizität (dichromaticity) ersetzt wissen. Die Verhältnisse bei den Ciliaten stellen einen Fall besonders hoher Spezialisierung dar, können also nicht als Beweis oder Beispiel einer allgemein vorhandenen somatogenerativen Dichromatizität der Protozoenzelle herangezogen werden. Außerdem ist die Scheidung nicht sehr scharf: ein Mikronuclens kann bekanntlich aus sich Makronuclei erzeugen; nach Le Dantec (La régénération du micronucleus chez quelques Infusoires ciliés, C. R. Acad. Sc. Paris, Vol. 125, 1897) scheint sogar auch das Umgekehrte der Fall zn sein. Weder hier noch bei dem Chromidialnetz der beschalten Rhizipoden ist eine strenge Trennung von somatischem nnd generativem Chromatin nachweisbar oder wahrscheinlich; beide Fnnktionen wohnen dem gleichen »nuclear molecule« inne. Die andern Fälle — 1, 2, 3 und bei den Metazoen, haben überhaupt mit der Dichromatizität nichts zu tun; Goldschmidts Hypothese ist also abzuweisen. Die einzigen Fälle, die für sie sprechen, sind die von *Amoeba coli* und *Ichthyophthirius*.

Verf. bespricht znm Schluß die von Schaudinn, Prowazek, Hartmann u. a. ausgebaute zweite Hypothese von einer Doppelkernigkeit der Protozoenzelle: Kinetischer Kern und trophischer Kern (zugleich sexuelle Doppelkernigkeit) und findet schließlich auch diese Hypothese noch auf zn schwachen Füßen stehend; um ein endgültiges Urteil abgeben zu können, müsse erst eine ungleich größere Menge von Einzelbeobachtungen vorliegen. Ref. hat den Eindruck, daß die Kritik der einzelnen Hypothesen in der vorliegenden Arbeit allzukurz ausgefallen ist, um schlagend zu wirken; Verf. hat stellenweise die Gründe für seine Haltung kaum skizziert.

E. Neresheimer (Wien).

C. C. Dobell. Some remarks upon the »autogamy« of *Bodo lacertae* (Grassi) in: Biol. Centralbl. Bd. 28. S. 548—555. 7 Textfig. 1908.

Verf. beschreibt Cysten aus dem Froschdarm, die er zunächst für Cysten von *Octomitus* hielt und an denen scheinbar alle Stadien der von Prowazek 1904 für *Bodo lacertae* beschriebenen fakultativen Autogamie zu beobachten sind: Ausstoßung von Chromidien aus dem Kern, deren Zusammenballung zu einem Geschlechtskern, dessen Teilung, bis sechs einzelne Kerne aus ihm entstanden sind, wovon vier als Reduktionskerne zugrunde gehen, die zwei andern copulieren sollen. Jedoch färbten sich — übereinstimmend mit Prowazeks Angaben — diese Zellbestandteile mit Ausnahme des »Prinzipalkernes«, nur mit *EH*, nicht mit andern Kernfarbstoffen, wodurch Verf. zunächst an der Richtigkeit der Deutung Prowazeks irre wurde. Beobachtungen am lebenden Objekt ergaben, daß die vermeintlichen Flagellatencysten später zu hefenartigen Organismen auswuchsen; die Chromidien, Geschlechtskerne usw. sind jedenfalls Reservestoffe. Vermutlich ist Prowazek bei seinen Untersuchungen an Parasiten des Eidechsendarmes in einen ähnlichen Irrtum verfallen.

E. Neresheimer (Wien).

C. C. Dobell. Some observations on the Infusoria parasitic in Cephalopoda. In: Quarterly journ. of microsc. science Vol. 53. 1909.

Verf. hat die von Gonder 1905 untersuchten Formen, *Chromidina* und *Opalinopsis*, neuerdings untersucht und kommt bezüglich der Kernverhältnisse zu einer andern Auffassung. Der Kern besteht bei beiden Gattungen aus einem verzweigten netzartigen Plastingerüst, dem das Chromatin in fein verteilten Körnchen eingelagert ist. Daneben finden sich noch viele stark färbbare isolierte Körperchen, die wohl zum größten Teil (bei *Chromidina*) die Kerne gefressener Gewebszellen des Wirtes darstellen; einige sind vielleicht Kleinkerne. Mit einem Chromidialapparat hat dieser Kern nichts zu tun; er bleibt während des ganzen vegetativen Lebens, auch bei den Teilungen, in derselben Weise ausgebildet. Zusammenfließen des Chromatins in größere Klumpen oder einen kompakten Kern kommt normaler Weise nicht vor; wo es beobachtet wurde, ist es auf Konservierungsfehler zurückzuführen. Die Parasiten verändern sich sofort nach dem Tode des Wirttieres pathologisch, auch bei beginnender Vertrocknung; sie müssen daher noch während des Lebens der Cephalopoden sehr sorgfältig fixiert werden. Geschlechtliche Vorgänge sind zurzeit noch ganz unbekannt.

E. Neresheimer (Wien).

C. C. Dobell. The structure and life-history of *Copromonas subtilis*, nov. gen. nov. spec. in Quarterly journ. of microsc. science. Vol. 52. 1908. p. 75—120. Taf. 4, 5. 3 Textfig.

Verf. beschreibt eingehend das von ihm in Infusionen von Froschkot gezüchtete eingeißelige Flagellat. Der Kern ist bläschenförmig, mit stark färbbarem Binnenkörper und heller Kernsaftzone. Die Geißel inseriert an einem Basalkorn. Die Geißelbasis liegt zwischen dem Cytostom und einem Reservoir, in das die kontraktile Vacuole entleert wird. Bei der vegetativen Längsteilung teilt sich der Kern amitotisch. Die Geißel verschwindet; das Basalkorn teilt

sich, und erst aus den Tochterkörnchen wächst je eine neue Geißel hervor. Das Cytostom nebst Cytopharynx degeneriert; jedes Tochterindividuum bildet diese Organellen neu. Die Teilungsfurche zerschnürt das Reservoir in zwei Teile; ein Tochtertier behält die alte kontraktile Vacuole; das andre bildet eine neue. Die Copulation findet zwischen zwei beliebigen, geschlechtlich nicht differenzierten Individuen statt; dabei wird eine Geißel eingezogen; das eine Tier »absorbiert« das andre. Vor der Karyogamie findet eine amitotische Reifungsteilung jedes Kerns statt; als zweite ist die Ausstoßung eines oder mehrerer chromatischer Partikelchen aus dem restierenden Kern (auch als heteropole Amitosis bezeichnet) zu betrachten. Die Zygote kann sich dann encystieren und so die Kernverschmelzung im Ruhezustand durchmachen; unter Umständen bleibt sie aber auch frei, und bald nach der Karyogamie setzen wieder erneute vegetative Teilungen ein. Im allgemeinen Teil werden die Befunde über Kern, Geißel und Basalkörperchen bei andern Flagellaten mit den an *Copromonas* gemachten eingehend verglichen; hervorgehoben sei, daß Verf. vermutungsweise das Basalkorn der Geißel mit dem Kinetonucleus andrer Flagellaten (*Trypanosoma*) homologisiert.

E. Neresheimer (Wien).

Della Valle, P. L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei chromosomi. in: Archivio Zoolog. vol. IV. pag. 1—177. 1 Tav. 1909.

Die Untersuchung, zum größten Teil literarischer Natur, beginnt mit einer sehr ausführlichen Übersicht über die bisherigen Angaben, soweit sie Konstanz oder Variation der Chromosomenzahl betreffen. An manchen wohlverbürgten Fall von beträchtlichen Schwankungen derselben wird hierbei erinnert, die fast unbeachtet gebliebenen Angaben Winiwarters über *Lepus* (die über die Katze kannte der Verf. noch nicht), Barrats Bestätigungen am gleichen Objekt, die Beobachtungen Childs über *Moniezia* und manches andre wird der Vergessenheit entrissen, in die sie bei der herrschenden Strömung zu geraten Gefahr liefen. Des weiteren werden die zahlreichen Schwankungen der Heterochromosome in diese Liste gestellt, wenn auch gesagt werden muß, daß der Verf. diese in seinem Sinne noch mehr hätte ausnützen können. Eine ganz überraschende Fülle von Notizen bezüglich Variationen der Chromosomenzahl, vornehmlich in somatischen Zellen, bringt Della Valle schließlich aus der botanischen Literatur. Auf diese Revue folgen des Verf. eigene Untersuchungen. Im Peritoneum von *Salamandra* konnte er innerhalb eines Tieres Schwankungen zwischen 19 und 27 beobachten, wobei die Häufigkeitskurve ihren Höhepunkt bei 24 erreicht und nach beiden Seiten allmählich abnimmt, also den gleichen Gesetzen zu folgen scheint wie andre Fälle fluktuierender Variation. Die Methode, die zu diesen Resultaten führte, erscheint einwandfrei (keine Zerlegung in Schnitte, Eisenhämatoxylin). Die beigegebenen Zeichnungen lassen gröbere Versehen ausschließen.

Die Schlüsse laufen natürlich der Individualitätshypothese entgegen. Alle Hilfshypothesen, die diese zur Deutung solcher Fälle aufstellte, wie unsymmetrische Mitosen, mehrpolige Mitosen, Ausbleiben der Synapsis in Geschlechtszellen, Trennung einzelner schon konjugierter Chromosomen, unvollkommene Segmentation des Spirems, mehrwertige Chromosomen usw., hält Verf. mit Recht jede hie und da für ausreichend, für unzureichend aber, um die Gesamtheit der Fälle zu deuten. Die Chromosomen müssen vielmehr als »vorübergehende, der

Variation unterworfene Bildungen des Chromatins betrachtet werden, die sich bilden in der Prophase und auflösen in der Telophase«. »Die Ursache, weshalb in jeder Mitose einer einheitlichen Zellgruppe sich immer ungefähr die gleiche Zahl findet, liegt in der Konstanz der Chromatinmenge und der durchschnittlichen Größe der einzelnen Chromosomen«. Diese Begründung vermag der Kritik kaum Stand zu halten. Finden sich die Schwankungen doch keineswegs häufiger bei einer beträchtlichen Abnahme der Chromatinmenge der einzelnen Zelle bei raschen Teilungen, also bei der Furchung (Erdmann und z. T. Baltzer) oder der Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen. Wir müssen uns vorläufig begnügen, zu wissen, daß es eben zu den wesentlichen Eigenschaften des Kerns gehört, eine bestimmte Chromosomenzahl zu reproduzieren, ohne daß zu der Erklärung dieser Fähigkeit eine Hypothese der Individualität notwendig ist.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Wallace, Luise B. The spermatogenesis of *Agalena naevia*. in: Biol. Bull. Vol. XVII. pag. 120—160. pl. I—IV. 1909.

Die Chromosomen konjugieren end to end, die erste Reifeteilung ist die Reduktionsteilung, die zweite teilt univalente Chromosomen längs. — Schon in den Spermatogonien finden sich während und zwischen den Teilungen zwei Heterochromosome, die in ihrem weiteren Verhalten beide »Monosomen« entsprechen und nicht als Diplosomen anzusehen sind. Interessant ist an ihnen, daß sie sich beide, einander parallel, als kompakte Stäbe in der Richtung der Autosomenschleifen des Bukettstadiums einstellen, die nach der Stelle konvergieren, wo außen in der größten Plasmaansammlung stets das Centriol zu finden ist. In dieser Stellung lockern sich die beiden Körper auf, die Zusammensetzung wird eine granuläre, und die Länge nimmt beträchtlich zu. Die Analogie dieser Vorgänge mit dem bei *Blatta* von Wassilieff beschriebenen Abströmungsvorgang ist der Verf. entgangen. Es folgt, immer noch während des Bukettstadiums, eine erneute Kontraktion und eine vorübergehende Verschmelzung der beiden Körper. Die erste Reifeteilung nimmt beide, nachdem sie sich wieder in zwei Stäbe geteilt, in eine Zelle, die zweite teilt jeden nach einem schon sehr früh im Ruhestadium aufgetretenen Längsspalt. Es resultieren zwei Spermiensorten, die sich durch den Besitz bzw. Verlust des Heterochromosomenpaares unterscheiden. Dieser Dimorphismus läßt sich während der ganzen Spermiogenese verfolgen. Zunächst orientieren sich beide Chromosome genau wie während dem Bukettstadium nach dem Centriol im Plasma, auch der übrige Kerninhalt, der die Vakuole mit den Heterochromosomen umgibt, zeigt deutlich eine synapsisartige Anordnung nach der Richtung des Centriols. Wer der Ansicht ist, daß die Orientierung der Bukettschleifen nicht im unmittelbaren Zusammenhang mit dem Centriol steht, sondern glaubt, daß dasselbe nur dort liegt, weil an dieser Stelle die größte Plasmaanhäufung sei, der möge sich die hierhergehörigen Figuren recht genau betrachten, bei denen Lagebeziehungen zwischen Kerninhalt und Centriol unzweifelhaft vorhanden sind! Die Heterochromosomen verschmelzen mehr oder weniger, strecken sich in die Länge und stellen schließlich ein sich dunkler färbendes Band dar, das längs der Mittellinie der konvexen Seite des Kopfes vom vorderen zum hinteren Ende zieht, wo es oft verblaßt. Als solches ist es noch zu beobachten, wenn die Spermien die Plasmahülle abstreifen. Damit ist zum ersten Male das Verhalten des akzessorischen Chromosoms bis zum

bewegungsfähigen Sperminm beobachtet worden. Die Vermutungen Goldschmidts und des Ref., daß es zum Aufbau fnnktioneller Strukturen verwendet würde, worauf bereits Beobachtungen Ottes und des Ref. bezüglich topographischer Beziehungen zwischeu Centriol und akzessorischem Chromosom in den Spermatiden hinwiesen, sind damit verwirklicht worden. Denn offenbar handelt es sich bei der vorliegenden Struktur der Spinnenspermien um eine gestaltgebende, vielleicht auch beim Eindringen ins Ei wirksame Leiste. Die Verf. allerdings verlegt in sie, da sie im Ei keine Heterochromosome finden kann, die das Geschlecht bestimmende Kraft!

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Winiwarter, H. von et Sainmont, G. Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (chat). Chap. IV. Ovogenèse de la zone corticale primitive. In: Arch. Biol. tom. XXIV. pag. 165—276. Pl. V—VII. 1909.

Der Standpunkt, auf dem die beiden Verf. in den aktuellen, an die Ovogenese sich knüpfenden Fragen und in der Seriiernng der Stadien stehen, ist im allgemeinen der bereits von Winiwarter in seiner Studie über die entsprechenden Vorgänge des Hasen und Menschen gekennzeichnete. Eifrig treten die Verf. für eine Längskonjugation der Chromosomen ein. Die Kritik der Arbeiten, die eine Konjugation mit den Enden (oder eine teilweise unterdrückte Segmentation einer Chromosomenkette) beschreiben nnd durch die Wiedergabe der queren Grenze im Bukettstadinm beweisen, wird kurz abgetan mit der Erwiderung, daß bei der Katze dieser Querspalt nicht zu finden ist. Eine Hauptstütze dagegen wird in der Übereinstimmnng mit den Schreinerschen Arbeiten gesehen; daß der »Irrtum« Goldschmidts sich inzwischen in einen viel größeren der Schreiner verwandelte, wußten die Verf. bei der Niederschrift ihrer diesbezüglichen Zeilen allerdings noch nicht! Im Widerspruch mit den meisten Autoren, die im übrigen für die Längskonjugation eintreten, steht die Auffassnng, daß die Individualität der Konjnganten in der Folge nicht aufrechterhalten bleibt. Es soll zu einer völligen Fusion und Substanzaustausch kommen. Die zahlreichen Fälle, in denen ein absolutes Getrenntbleiben der Konjnganten bis unmittelbar zur Chromosomenbildnng sich nachweisen läßt, sprechen sehr dafür, daß es sich in dem vorübergehenden Verschwinden des Spaltes nur um eine Periode stärkerer Kontraktion des Chromatins handelt.

Von Interesse sind die Zahlenverhältnisse der Chromosomen. Winiwarter hatte schon früher für den Hasen angegeben, daß die Zahlen im Soma und in den Ovogonien einerseits und in den Richtungsspindeln anderseits nicht korrespondieren. Man hatte jedoch mit Unrecht diese Notiz wenig beachtet. Das gleiche ist nnn aber bei der Katze der Fall. 36 Chromosomen sind in den Ovogonien und somatischen Zellen, 12 in der ersten Richtungsspindel zu zählen. Die Verf. denken an eine Chromosomenfragmentation, wie bei *Ascaris*, sagen aber selbst, daß ihnen eine Erklärung der merkwürdigen Tatsache noch nicht möglich ist.

Der Schwerpunkt dieses Teiles der groß angelegten Untersuchung jedoch liegt, allerdings nicht so sehr in den Augen der Verf., in der Konstatierung eines akzessorischen Chromosoms im Ovar eines Wirbeltieres. Damit wird nicht nur der Bann gebrochen, daß die Chromosomen allein den Insekten eigen sind —

die neuen Untersuchungen F. BALTZERS gehören allerdings möglicherweise schon hierher —, sondern auch der, daß es nur eine im Hoden zu suchende Erscheinung ist. Was letzteres betrifft, hat der Referent im Ovar von *Gryllus* entsprechende Beobachtungen gemacht (Arch. f. Zellforsch. Bd. III, Heft 3), auf die bezüglich der allgemeinen Bedeutung dieser Funde verwiesen sei. Die Details sind allerdings in beiden Fällen völlig verschieden. Die beiden Verfasser finden den Körper in den Ovogonien erst vor den Teilungen, allerdings sehr frühzeitig, als längsgespaltenes, kompaktes Chromosom. In der Äquatorialplatte fällt es durch seine bedeutende Größe auf; bei der Mitose schleppt es, wie typisch für die Insekten, beträchtlich nach. Während des funktionellen Stadiums des Kerns ist es nicht zu beobachten. In jungen Spermatocyten findet sich neben ihm, oft mit ihm verklebt, ein echter Nukleolus. Beide Körper wachsen entsprechend der wachsenden Zelle. Während des Bukettstadiums wird das Chromosom längs gespalten — ein schöner Beweis dafür, daß auch der gleichzeitige Längsspalt der Autosome auf diese Weise entstand —, in der in der Folge einsetzenden Degeneration aller Ovocyten — es wurden bis jetzt nur die Elemente der PFLÜGERschen Schläuche untersucht — verschwindet es plötzlich, ohne daß die Art der Auflösung beobachtet wurde. Der inzwischen vakuolisierte echte Nukleolus folgt ihm hierin bald nach.

Wir dürfen mit Spannung den weiteren Resultaten der beiden Forscher entgegensehen, soweit sie sich auf die Form beziehen, in der das akzessorische Chromosom in den Eikern eingeht, und auf die Art, wie es in den Reifeteilungen verteilt wird, deren Studium hier viel geringere Schwierigkeiten zu überwinden hat als bei den Insekten.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

FRANZ, V. Die Eiproduktion der Scholle (*Pleuronectes platessa L.*) Wissensch. Meeresunters. Herausgeg. v. d. Komm. z. wiss. Unters. d. deutschen Meere usw. Neue Folge. 9. Bd. Abt. Helgoland. S. 59—141. Taf. 10—18. 1909.

Der organologische und fischereibiologische Teil der Arbeit sei im vorliegendem Referat nicht berücksichtigt und lediglich die eigentliche Ovogenese kurz skizziert. Vor der Synapsis macht der Kern ein wenig gut ausgesprochenes Bukettstadium durch, im Anschluß an das die wahrscheinlich noch in der Normalzahl vorhandenen Chromosomen in einen schon während des netzförmigen Zustandes des Chromatins zu beobachtenden Nukleolus »eingesogen« werden. Den Höhepunkt soll ein völlig unstrukturierter polar liegender großer Klumpen darstellen. MARÉCHAL fand solche Stadien allerdings überhaupt nicht und legt die Synapsis in ein früheres Stadium mit wohl zu unterscheidenden Fäden. Aber auch hiervon abgesehen, erscheint es höchst unwahrscheinlich, daß Zustände des Kerns, wie in Fig. 24—26, normalerweise vorkommen. Der Ref. hält sie für den Beginn eines karyolytischen Vorgangs, zumal sie mit einem Verschwinden der Kernmembran Hand in Hand gehen. Nach der Darstellung des Verfassers bildet sich jedoch die Membran von neuem, der Klumpen lockert sich gleichzeitig. Es folgt ein Diplotänstadium, zunächst ohne den in die Synapsis eingegangenen beträchtlichen Nukleolus.

Chromidien finden sich schon vor der Synapsis, meist als der Kernmembran außen anliegende Schollen, die der Verf. nicht als Nukleoli aus dem Kern

treten, sondern erst im Plasma aus diffundierender Kernsubstanz bilden läßt. Die spätere Chromophilie des ganzen Plasmas ist wohl in erster Linie die Folge der Suspendierung dieser Chromidialbrocken, die jedoch nicht in Form feinster Granula vor sich gehen, sondern in der Infiltration einer homogenen Masse in das plasmatische Wabenwerk bestehen soll.

Der Dotterkern wird als abortiver Nukleolus einer nun folgenden neuen Nukleolengeneration aufgefaßt, der unter gleichzeitiger lokaler Auflösung der Membran ins Plasma tritt und an die Peripherie der Zelle wandert. Beweise bringen die Figuren hierfür so wenig wie andre Untersucher für analoge Vorgänge. Gegner dieser Anschauung werden für immer vom Mikrotommesser, von Schrumpfung usw. reden können, zumal hier der Verf. selbst sagt, daß der Kerninhalt gerade dieser Präparate, die aus der ersten Zeit seiner Untersuchung stammen, »überall mehr oder weniger stark geschrumpft« war.

Hat das Ei diesen Zustand erreicht, ohne daß der unreife Zustand des Gesamtovars das Ablaichen erlaubt, so setzt eine Depressionsperiode ein. Mit R. Hertwig wird die Ursache derselben in Störungen der Kernplasmarelation gesucht und die Ausstoßung der Chromidien und des Nukleolus als Regulationsversuch des hyperchromatischen Kerns angesehen. Die Depression tritt zu Tage, indem die Kernmembran einreißt und der chromatische Inhalt mitsamt den Nukleolen ins Plasma fließt. Unter normalen Umständen bietet nach Franz die hier einsetzende Dotterbildung dem Kern gegenüber den nötigen Gegendruck, verhindert solche osmotische Katastrophen und führt zu normalen, laichreifen Eiern, ein Moment, das frühestens ins dritte Lebensjahr fällt.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Payne, Fernandus. Some New Types of Chromosome Distribution and their Relation to Sex. in: Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. vol. XVI. pag. 119—166. 1 Taf., 11 Textfig. 1909.

Bei den Reduviiden, die der Verf. untersuchte, sind eine Reihe fast durchweg neuer Typen von Heterochromosomen vertreten. Neben dem gewöhnlichen Schema des großen und des kleinen Idichromosoms, das in der ersten Reifeteilung halbiert wird, in der Metaphase der zweiten eine Dyade bildet, deren ungleiche Glieder in toto auf die Tochterzellen verteilt werden (*Diplocodus*), kommen bei *Fitchia* drei Chromosome vor, die in der ersten Reifeteilung auch halbiert werden, in der zweiten aber zu einer Triade zusammentreten, von der zwei Glieder zu einem Pol, eines zum andern wandert. In andren Arten (*Prionidus* und *Sinea*) entsprechen vier Chromosomen in den Spermatogonien und ein vierwertiger Körper in der zweiten Reifeteilung. Die Spermien enthalten also davon zur Hälfte drei, zur Hälfte ein Chromosoma. Hier fügt sich nun auch der vom Verf. schon 1908 behandelte Fall *Gelastocoris* (*Galgulus*) ein, der auch in dieser Publikation eingehender gewürdigt wird: Fünf Heterochromosome, für die die erste Reifeteilung Äquationsteilung ist und die in der zweiten Teilung in vier und eines geschieden werden. *Acholla* stellt schließlich wahrscheinlich den extremsten Fall dar: sechs univalente Chromosome in der ersten Teilung, in der zweiten fünf davon in eine Spermatide, eines in die andre.

Die Zahlen in den weiblichen Geschlechtsdrüsen entsprechen den Differenzen der Spermien. Bei *Diplocodus* ist im Ovar die gleiche Zahl zu finden, nur ohne die Größendifferenz der Idiochromosome des Hodens, bei *Fitchia* im Ovar ein

Chromosom mehr als im Hoden, bei *Prionides* und *Sinea* zwei, bei *Gelastocoris* drei, bei *Acholla* vier! Für letztere würde also z. B. die Befruchtungsformel lauten:

Ei 15 + Sperm. 11 = 26 (♂)
Ei 15 + Sperm. 15 = 30 (♀)

Wo der gleiche Typus bei mehreren Arten gefunden wurde, variierten die Größenverhältnisse. Bei *Fitchia* ist das eine zum männlichen Pol gehende Chromosom größer als jedes der beiden zum weiblichen gehenden; bei *Rocconata* sind alle drei gleichgroß, bei *Conorhinus* soll das eine der zwei vereintbleibenden größer sein als die zwei andern, was aus den Figuren allerdings nicht ersichtlich ist.

Was das Verhalten während der die Reifung einleitenden Perioden betrifft, so ist die Regel, daß die »differential chromosomes«, wie sie Payne nennt, als chromatische Nukleolen in ein gemeinsames Plasmosoma eingebettet sind. Bei *Prionides* werden in dieser Hinsicht eingehendere Angaben gemacht. Während des Stadiums der Kontraktion des Chromatins findet sich ein rundes Plasmosoma und daneben ein einheitlicher biskuitförmiger Chromatinnukleolus. Im Bukettstadium bleibt der Zustand erhalten, nur wird der Nukleolus rund. In der Folge zeigen sich in letzterem drei Chromosomen, eingebettet in Nukleolarsubstanz. Das Plasmosoma verschmilzt darauf mit ihm, ein viertes, anfangs langes, später ebenfalls rundes Chromosom wird sichtbar. Der Endzustand ist ein großes rundes Plasmosoma mit vier in Bälde heranstretenden Heterochromosomen.

Die theoretischen Folgerungen für die Geschlechtsbestimmung, die Payne zieht, sind die gleichen wie die seines Lehrers Wilson.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Schockaert, Alice. Nouvelles recherches comparatives sur la texture et le développement du myocarde chez les Vertébrés. In: Arch. Biolog. Vol. XXIV. pag. 277—372. Pl. VII—X. 1909.

Von dem histologischen Teil der Untersuchung, der auch eine eingehende Beschreibung der Mitose der Zellen des embryonalen Myocardiums enthält, sei nur über die Entstehung der Myofibrillen berichtet, die die Verf. folgendermaßen schildert. Die Myofibrillen treten im Innern der Myoblasten auf. Die Mitochondriengranula dieser Zellen ordnen sich in Körnerreihen (Chondriomiten). Durch Fusion gehen daraus einheitliche Fäden hervor (Chondriokonten). Dabei wachsen die Fibrillen in die Länge und treten von einer Zelle in die andre über. Schrittweise erhalten sie ihre definitive Struktur durch erneute Segmentierung in isotrope und anisotrope Scheiben.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Hofsten, H. von. Über die frühzeitige Besamung der Eizellen bei *Otomesostoma auditivum* (Forel und du Plessis). Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Turbellarienspermien. In: Zoolog. Anz. Bd. 34. 1909.

Verf. berichtet über einen Fall von ganz auffallend frühzeitiger Besamung bei einem Turbellar. Die keulenförmigen Spermien dringen in Ovocyten, die

eben erst die letzte Vermehrungsteilung hinter sich haben, ein und lassen sich während der allmählichen Entwicklung des Keimbläschens stets an dessen Peripherie als kompakte halbmondförmige Bögen beobachten. Auf den ersten Blick denkt man bei diesen Figuren an eine Verwechslung mit einem Dotterkern. Dieser Vorwurf blieb dem Verf. auch auf eine frühere Veröffentlichung hin nicht erspart (Martin, Breslau). Die Tatsachen, daß die Spermien, deren Entwicklung kurz geschildert wird, den fraglichen Körpern völlig gleichen, daß diese sich ferner auch zwischen den Ovocyten finden und im Querschnitt nicht etwa kappenförmig, sondern rund erscheinen, lassen jedoch solche Vermutungen ausschließen und von Hofsten beipflichten, daß es sich hier um einen einzig dastehenden Fall von frühzeitigem Eindringen des Spermiums in die Eizelle handelt.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Joseph, H. Die Amöbocyten von *Lumbricus*. Ein Beitrag zur Naturgeschichte der zellulären Centren. In: Zoolog. Arb. Inst. Wien und Triest. Bd. XVIII. S. 1—60. 3 Taf., 30 Textf. 1909.

Die untersuchte Lymphocytensorte (Amöbocyten) ist keine ganz einheitliche. Joseph teilt sie in drei Unterabteilungen, deren Unterschiede es wahrscheinlich machen, daß sie in genetischer Beziehung zueinander stehen. Der charakteristischste (dritte) Typus, der sehr an Heidenhains Bilder von *Salamandra* erinnert, besitzt ein sehr großes gitterförmiges Centralgebilde und eine radialstrukturierte Sphäre, die nach außen bald durch einen Kreis großer Granula, bald durch ein Geflecht (nicht Netz) von Fäden chromidialer Natur begrenzt wird. Radiäre Strahlen treten nach allen Seiten durch diese Zone und erreichen die Zellgrenze. (Bei einer besonderen Form sind diese Fäden stärker und starrer entwickelt und setzen sich, wie ähnliche Gebilde bei gewissen Rhizopoden, in die sehr schlanken Pseudopodien fort.)

Bei den kleinsten, einkernigen Zellen, die — noch der mitotischen Teilung fähig — das Ausgangsmaterial für die vielkernigen Riesenzellen sind, wird der Bau des entsprechend kleineren Centralgebildes ein einfacherer, in den häufigen Mitosen stellt es sich direkt als echtes Centriol dar. Die Kette von Übergängen, die die beiden recht verschiedenen Extreme kontinuierlich verknüpft, ist neben den Tatsachen, daß sich in den Gitterkugeln kein weiteres Körperchen findet, und daß diese bei der Riesenzellenbildung sich wie sonst die Lymphocytencentriolen durch Knospung und Teilung bedeutend vermehren können, der beste Beweis für die Identifizierung der neuen Strukturen mit dem Centriol und nicht mit der Sphäre oder gar mit centriophormienartigen Dingen. Den letzteren sind vielmehr, nicht mehr topographisch, sondern auch im Prinzip gleichzusetzen die Chondriokonten am äußeren Rande der Sphäre, wohl auch die Chondriosomen, die gleich jenen in recht wechselnder Ausbildung selbst die ganze Zelle erfüllen können und während der Mitose in der nicht bloß, wie der Verf. meint, für Geschlechtszellen typischen Form und Anordnung verteilt werden.

In das Heidenhainsche Zwangsschema der Stufenfolge histologischer Einheiten, gegen die sich auch Joseph energisch wendet, passen diese Centriolen allerdings wenig. Für die Auffassung der Centrophormien als eine nur unwesentliche Variation gewöhnlicher Chromidialstrukturen bedeutet die Arbeit einen wichtigen Beitrag.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Zawarzin, H. Beobachtungen am Epithel der Descemetschen Membran. In: Arch. mikr. Anat. Bd. 74. S. 116—138. 2 Taf. 1909.

Die Angaben von Ballowitz und andern werden in einigen Punkten ergänzt. Die Metamorphose der Kerne bei der Katze von ovalen zu bohnenförmigen und endlich hufeisenförmigen Umrissen, entsprechend dem zunehmenden Alter des Tieres, wird auch beim Pferd, das Zawarzin vor allem das Material bot, konstatiert, allerdings nicht ganz so deutlich, d. h. synchron wie in obigem Falle. Während Ballowitz eine Zellteilung in dem Epithel in Abrede stellt, beobachtet der Verf. beim Embryo mitotische, beim erwachsenen Tier direkte Teilung. Wenigstens nennt er die Fälle so, in denen der Kern in zwei gleich große Hälften zerschnürt wird. Da die darauffolgende Zellteilung nicht beobachtet, sondern nur aus dem häufigen Vorkommen paarweiser Zellen erschlossen wird und außerdem alle Stadien von Fragmentierung und Knospung des Kerns in mehr als zwei Stücke sich finden, ist es jedoch nicht ausgeschlossen, daß es sich in diesem Falle um beginnende Kernfragmentation handelt. Da mit einer derartigen Steigerung des Chromatingehaltes der Zelle ein proportionales Anwachsen des Plasmas zu Riesenzellen Hand in Hand geht, würde auch allein hierdurch der notwendigen Vergrößerung des Epithels Genüge getan.

Die Centrophormien, die diese Membran so bekannt gemacht haben, färbten sich selbst mit Eisenhämatoxylin infolge schlechter Fixierung (konz. Sublimat) fast gar nicht. Nur die ungefähren Umrisse ließen sich erkennen, die in ihrer Mitte die Centriolen, die bei der Bildung vielkerniger Zellen sich ungefähr proportional vermehren, bargen. Leider vermißt man daher jede Angabe über das Verhalten der Gitterkugeln bei der Teilung. — Intravitale Färbung dagegen machte dieselben deutlicher sichtbar, gab ihnen jedoch eine andre Struktur als die bisher beschriebene. Sie erschienen als Netze einer sehr blassen Grundsubstanz mit zahlreich aufgelagerten Granulationen. Was ihre Bedeutung betrifft, so sieht der Verf., wie wohl jeder heute, in der Identifizierung derselben mit der Sphäre (Ballowitz) einen Irrtum. Die beträchtlichen Schwankungen in Zahl und Größe der Granula lassen ihn dagegen mit Recht die Möglichkeit in Erwägung ziehen, daß es sich um Strukturen handelt, die mit der wechselnden sekretorischen Funktion der Zelle im Zusammenhang stehen.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Ries, Julius. Kinematographie der Befruchtung und Zellteilung. In: Arch. mikr. Anat. Bd. 74. S. 1—31. 2 Taf., 12 Textfig. 1909.

Bei dem relativ niederen Niveau, auf dem die Mikrophotographie noch steht, soweit es sich um Illustrationen cytologischer Dinge handelt, erscheint es von vornherein gewagt, an mikrokinematographische Aufnahmen zellulärer Vorgänge heranzutreten. Als Objekt diente Befruchtung und Furchung des Seeigeleies. Was dabei zustande kam, hält der Ref. trotz der großen Hoffnungen des Verf. für die Fachzoologie für ebenso belanglos wie für das Unterrichtswesen.

Der Verf. benutzt die Gelegenheit, Notizen über den Bau der Spermien anzufügen. Er beobachtet normalerweise zwei Centriolen und zwei Schwanz-

fäden, die in einer gemeinsamen Hülle stecken; diese beiden »Geißelcentrosomen« dringen mit ins Ei ein. Wie sie nach Ries durch Rotation ihrer Schwänze zunächst die kegelförmige Sphäre und späterhin durch Auseinanderweichen das mitotische Bild hervorrufen, möge man lieber im Original nachlesen. Wo es Mitosen gibt, gibt es nach Ries Geißelcentrosomen (!), wie sie Zimmermann in einigen Epithelien beschrieben und wie der Verf. sie bei der Befruchtung und ersten Furchung hier abbildet.

P. Buchner (z. Z. Neapel).

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



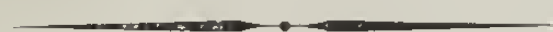
DRITTER BAND

ERSTES UND ZWEITES HEFT

MIT 33 TEXTFIGUREN, 18 TABELLEN, KURVEN
UND 15 TAFELN



AUSGEGEBEN AM 10. AUGUST 1909



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1909

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



DRITTER BAND
DRITTES HEFT
MIT 9 TEXTFIGUREN UND 13 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 5. OKTOBER 1909

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1909

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt**, Zoologisches Institut, **München**, Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



DRITTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 9 TEXTFIGUREN UND 7 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 2. NOVEMBER 1909

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1909

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 4. Heftes.

Referate:

(Die Fortsetzung des Inhalts befindet sich auf der vierten Seite des Umschlags.)

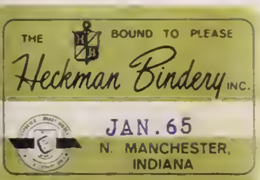
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

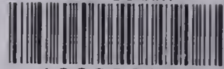
Inhalt des 3. Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

Inhalt des 1. u. 2. Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig


THE
BOUND TO PLEASE
Heckman Bindery INC.
JAN. 65
N. MANCHESTER, INDIANA


AMNH LIBRARY
100229673